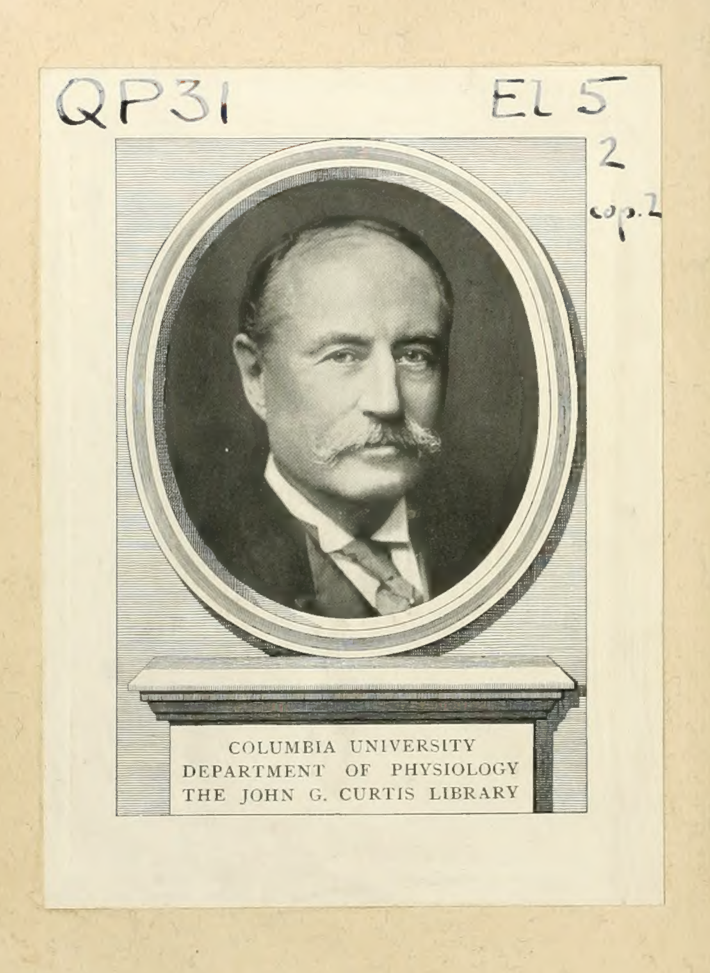
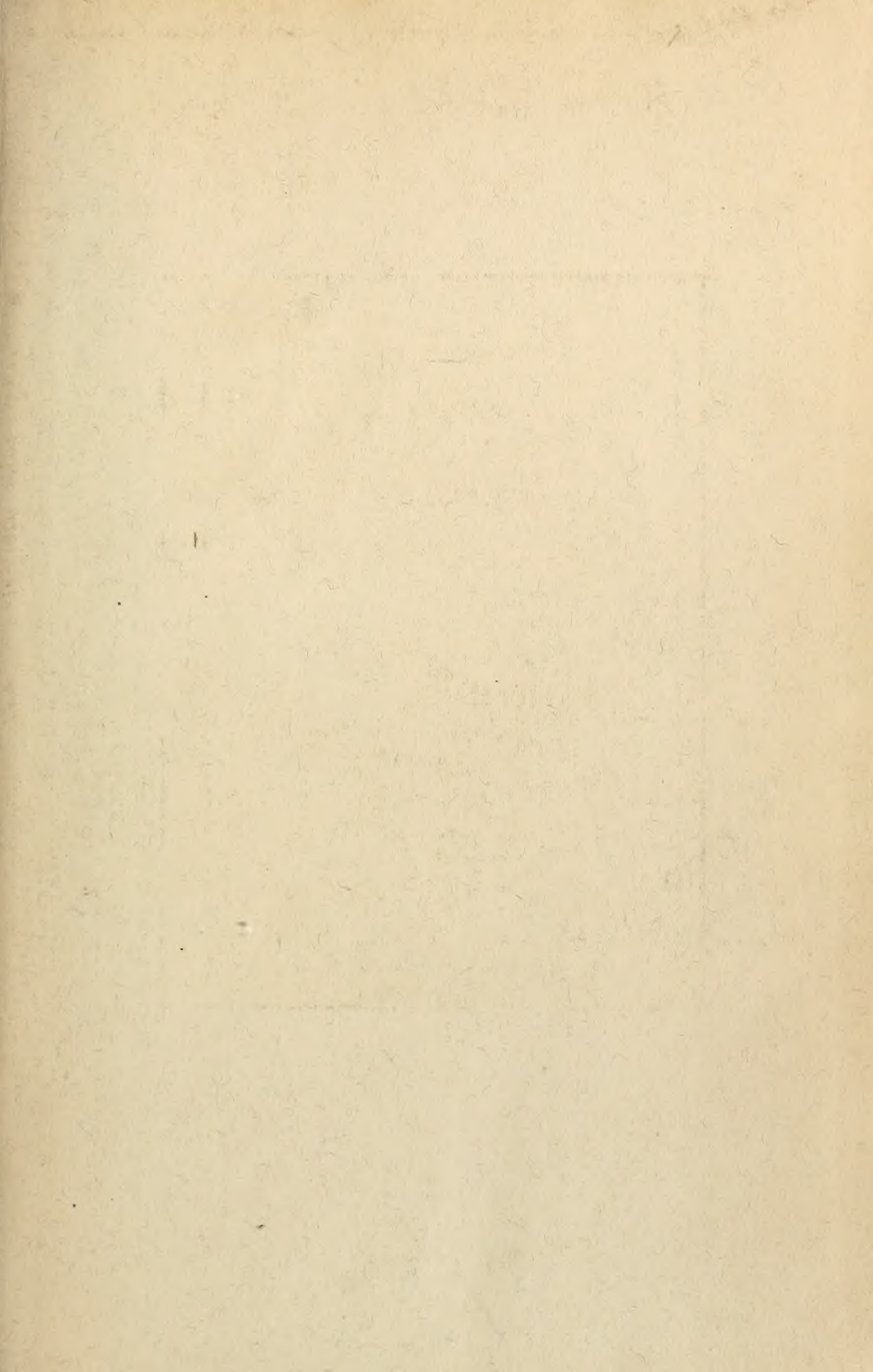
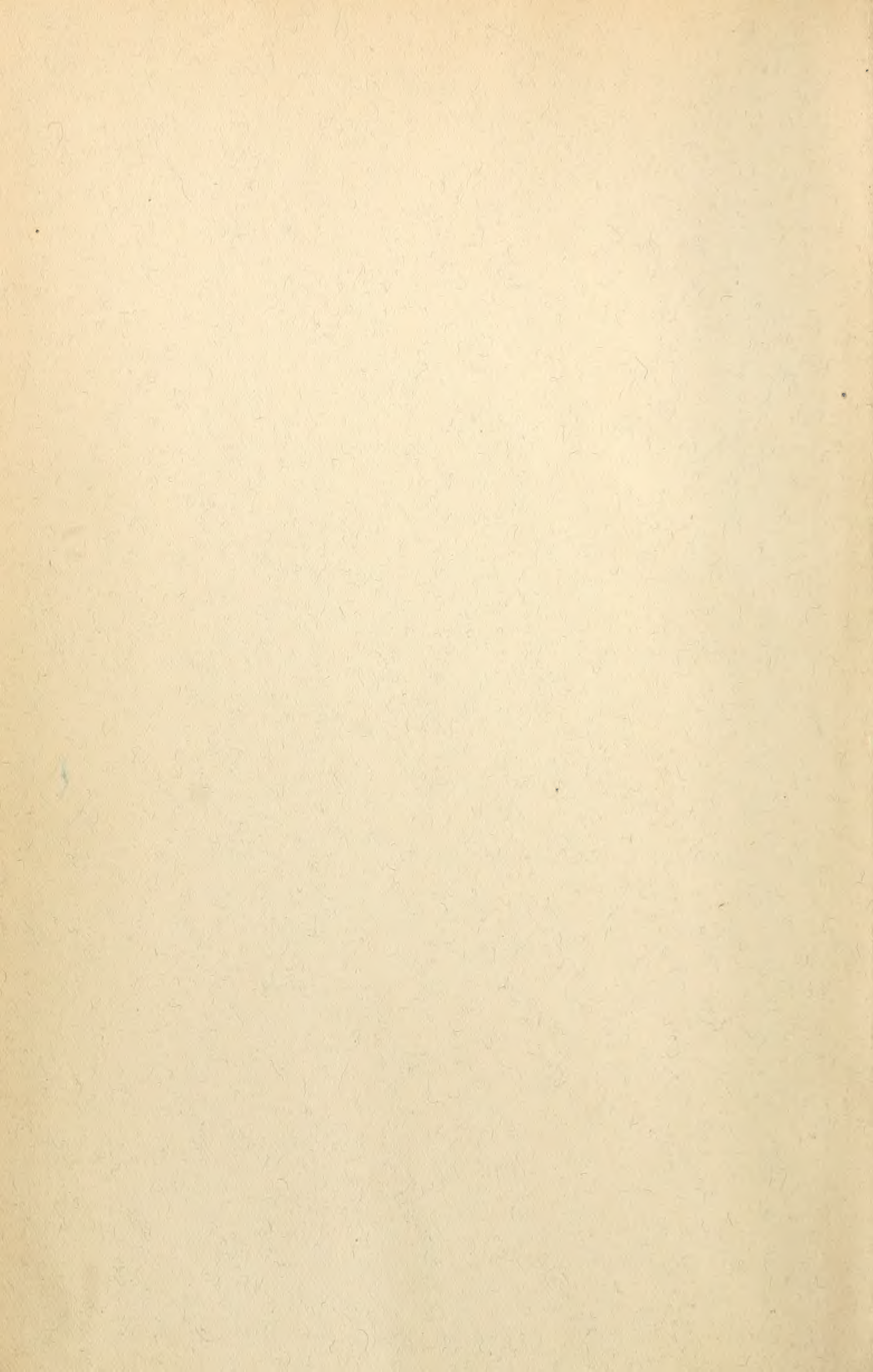
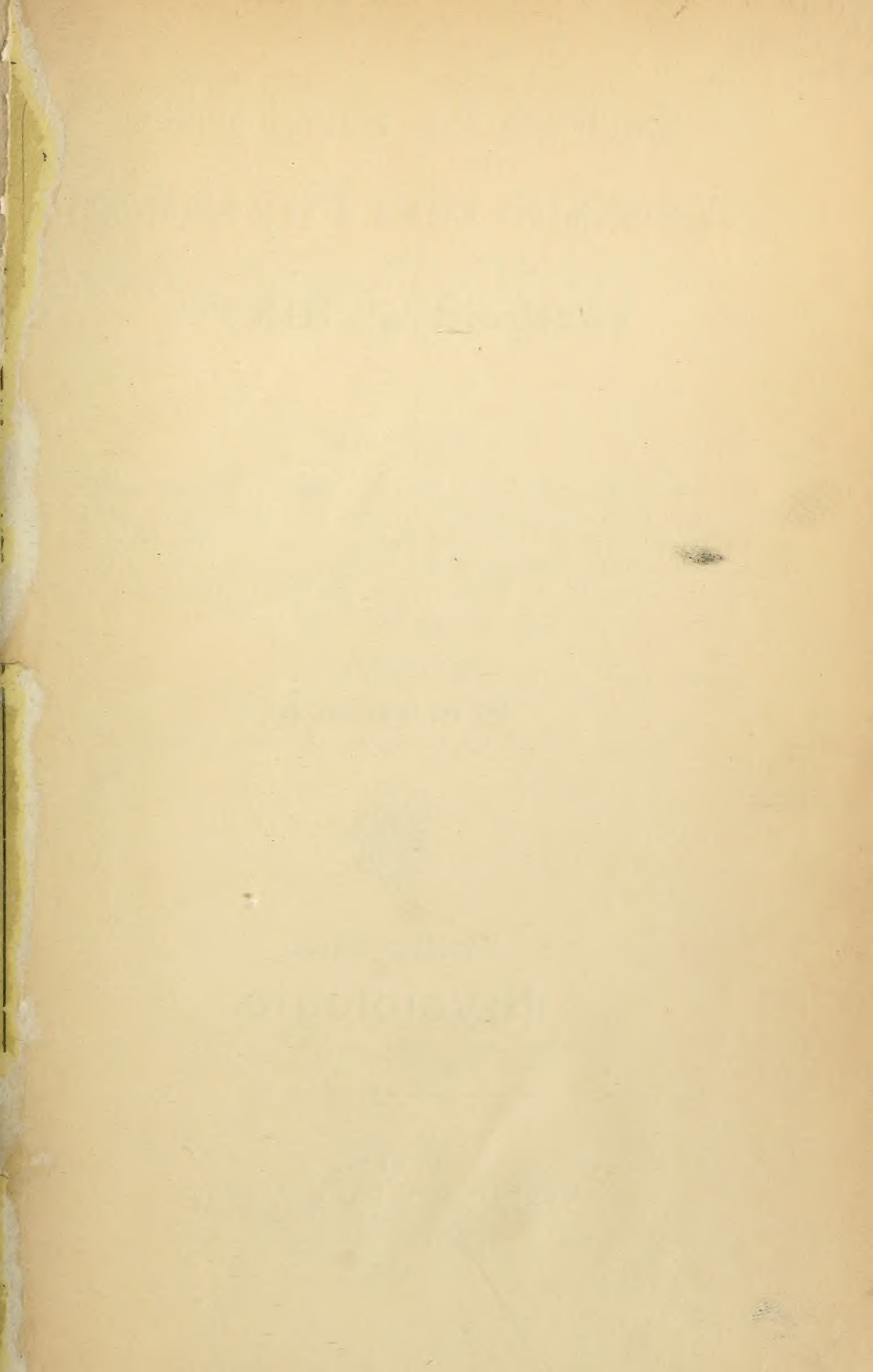



QP31 EL5 2 cop.2
COLUMBIA UNIVERSITY
DEPARTMENT OF PHYSIOLOGY
THE JOHN G. CURTIS LIBRARY









Handbuch der vergleichenden Histologie und Physiologie der Haussäugethiere.

Bearbeitet von

Prof. Dr. BERLIN in Stuttgart, Prof. Dr. BONNET in Giessen, Prof. Dr. CSOKOR in Wien, Dr. EDELMANN in Dresden, Prof. Dr. EICHBAUM in Giessen, Prof. Dr. ELLENBERGER in Dresden, Prof. Dr. FLESCH in Bern, Prof. KITT in München, Prof. Dr. LATSCHENBERGER in Wien, Prof. Dr. POLANSKY in Wien, Prof. Dr. SCHINDELKA in Wien, Docent SCHLAMPP in München, Prof. Dr. SUSSDORF in Stuttgart, Prof. TEREG in Hannover.

Herausgegeben von

Dr. W. Ellenberger,

Professor an der Königl. Thierärztlichen Hochschule in Dresden.



Zweiter Band:

Physiologie.

BERLIN.
VERLAG VON PAUL PAREY.
Verlagshandlung für Landwirtschaft, Gartenbau und Forstwesen.
SW., 10 Hedemannstrasse.
1892.

Vergleichende Physiologie

der

Haussäugethiere.

Bearbeitet von

Prof. Dr. Bonnet in Giessen, Dr. Edelmann in Dresden, Prof. Dr. Ellenberger in Dresden, Prof. Dr. Latschenberger in Wien, Prof. Dr. Polansky in Wien, Prof. Dr. Schindelka in Wien, Prof. Dr. Sussdorf in Stuttgart und Prof. Tereg in Hannover.

Herausgegeben von

Dr. W. Ellenberger,

Professor an der Königl. Thierärztlichen Hochschule in Dresden.



Theil II.

Mit 284 Textabbildungen und 4 Tafeln.

BERLIN.

Verlag von Paul Parey.

Verlagshandlung für Landwirtschaft, Gartenbau und Forstwesen.

SW., 10 Hedemannstrasse.

1892.

Vorwort.

Im Herbst 1880 that ich die ersten Schritte behufs Herausgabe eines Werkes über die Histologie und Physiologie der Hausthiere, d. h. eines Buches, welches um original sein zu können, in Form eines Sammelwerkes erscheinen musste. Im Verlaufe der nächsten zwei Jahre gelang es mir, Mitarbeiter für sämmtliche Kapitel des projectirten Werkes zu finden und schon im Jahre 1884 konnte ein Theil der Histologie veröffentlicht werden. Das Erscheinen des zweiten Theiles der Histologie verzögerte sich bis zum Jahre 1887. Nach weiteren drei Jahren (1890) erschien der erste Theil der Physiologie und jetzt endlich ist es möglich geworden, auch den zweiten Theil der Physiologie und damit den Schlusstheil des ganzen Werkes der Oeffentlichkeit übergeben zu können. Es würde zu weit führen, die Schicksale zu schildern, welche das Unternehmen im Laufe der Zeit erlitten hat. Es genüge, Einiges anzudeuten. Einmal sei bemerkt, dass manche der ursprünglichen Mitarbeiter sich später genöthigt gesehen haben, auf die Mitarbeiterschaft zu verzichten und dass in Folge dessen bei einigen Artikeln ein Wechsel in der Person des Bearbeiters eingetreten ist; auch waren mehrere der Herren Mitarbeiter in Folge neuer amtlicher Pflichten und dergl. nicht in der Lage, die ursprünglich für die Einlieferung der Manuscripte festgesetzten Termine einzuhalten. Beide Umstände erklären es, dass die Fertigstellung des Werkes dem ursprünglichen Plane gegenüber wesentlich verzögert wurde. Weiterhin sei erwähnt, dass das Werk nicht in der Ausdehnung geplant war, wie es nunmehr vorliegt, dass dasselbe vielmehr bedeutend umfangreicher geworden ist, als in meiner Absicht lag.

Da ursprünglich die Absicht bestand, das Werk möglichst wenig umfangreich werden zu lassen und da die Beigabe genauer Literaturverzeichnisse zu den einzelnen Kapiteln einen sehr erheblichen Raum beansprucht hätte, so wurde beschlossen, auf Literaturangaben ganz zu verzichten. Dies erklärt das Fehlen derselben in der Histologie und in dem ersten Theile der Physiologie. Wenn bei dem Umfange,

arbeit auszusprechen. — Um das Zustandekommen des Werkes hat sich weiterhin sehr grosse Verdienste Herr Paul Parey, der Inhaber der Verlagsbuchhandlung, erworben. Er hat eine bewundernswerthe Geduld und Zuvorkommenheit an den Tag gelegt. Stets fanden wir bei ihm bei neuen oft sehr bedeutenden Anforderungen das denkbar grösste und bereitwilligste Entgegenkommen. Wir schulden ihm für sein ausserordentlich coulantes Verhalten vielen Dank. Meine Pflicht als Herausgeber ist es, diesen Dank öffentlich auszusprechen; ich thue dies gern und mit grösstem Vergnügen.

Zum Schlusse sei noch bemerkt, dass zwei Kapitel der Physiologie, die Lehre über die thierische Wärme von Tereg und die Entwickelungsgeschichte der Haussäugethiere von Bonnet, auf Wunsch der Bearbeiter als Sonderausgaben erschienen sind.

Dresden, im November 1891.

Dr. Ellenberger.

Inhalt.



Thierische Wärme.

Von

J. Tereg,

Docent an der thierärztlichen Hochschule zu Hannover.

A. Thermophysikalische Grundbegriffe.

I. Wesen der Wärme. Nach früheren Anschauungen stellte man sich die Wärme als ein Fluidum vor, durch dessen Einströmen in einen Körper eine Erwärmung, durch dessen Ausfliessen Abkühlung hervorgebracht werden sollte. Da beim Erwärmen sowohl als auch beim Erkalten eine Gewichtveränderung nicht nachzuweisen war, bezeichnete man den Wärmestoff als unwägbar, als ein Imponderabile, ähnlich wie auch das Licht und die Elektricität. Huyghens hatte aber bereits im 17. Jahrhundert die Lichterscheinungen auf eine Bewegung des Aethers zurückgeführt, einer Substanz, wovon eine Masse von dem Volumen des Erdballs zu 1 *g* geschätzt wird. H. Davy kam auf Grund von Reibungsversuchen im luftleeren Raume zu der Ueberzeugung, dass es keinen Wärmestoff gebe und aus einer Reihe von Experimenten einer grossen Anzahl von Untersuchern ergab sich die Identität von Licht und strahlender Wärme. H. Hertz lieferte auch für die Elektricität den endgültigen Beweis, dass die elektrischen Erscheinungen auf continuirlich fortgepflanzter Bewegung eines elastischen Mediums, welches mit dem Lichtäther identisch sei, beruhen. Die Wärme besteht nun aber nicht immer in einer schwingenden Bewegung des Aethers. Wärmestrahlen, welche einen Körper treffen, werden zum Theil regelmässig oder unregelmässig reflectirt, zum Theil dringen sie in den Körper ein (Wärmeabsorption) eventuell auch durch denselben hindurch (Diathermansie). Die von einem Körper absorbirte Wärme pflanzt sich im Innern desselben mit viel geringerer Geschwindigkeit fort; ausserdem ist die Qualität der Warme (mit Rücksicht auf das spektroskopische Verhalten der ausgesandten strahlenden Wärme) durchaus unabhängig von derjenigen der absorbirten, welche die Erwärmung veranlasst. Daraus ergiebt sich zweifellos eine Aenderung der absorbirten Wärme innerhalb der Körper derart, dass sie nicht mehr in einer schwingenden Bewegung des Aethers allein besteht, welcher die molecularen Zwischenräume erfüllt. Diese Aenderung kann nur in einem Bewegungsverlust

der schwingenden Aethertheilchen begründet sein. Durch den Zusammenstoss mit den Körpermoleculen giebt der Aether an dieselben einen Theil seiner Bewegung ab, so dass die vorhandenen Schwingungen der Körpermolecule verstärkt werden. Als vorhanden sind Molecularschwingungen bei jedem Körper anzunehmen, dessen Temperatur über — 273° C. dem absoluten Nullpunkt*) gelegen ist.

II. Mechanische Wärmetheorie. In letzter Instanz können alle Naturerscheinungen auf Bewegung der Materie zurückgeführt werden und lassen sich dieselben, wie dies thatsächlich in den meisten Fällen gelungen ist, durch die Grundgesetze der Mechanik erklären. Nun sind wir freilich ausser Stande, Bewegungen der materiellen Theilchen beim Erhitzen eines Körpers zu beobachten; man kann dies aber auch bei der Beschränktheit unseres Gesichtssinnes, welcher selbst mit Hülfe des Mikroskops Gegenstände unter $^1/_{4000}$ *mm* nicht wahrzunehmen vermag, nicht voraussetzen. Bewegungen körperlicher Elemente von kleineren als den angegebenen Dimensionen können sehr wohl stattfinden, ohne dass davon eine Spur zu sehen ist; bei Bewegungen der Molecüle, deren Durchmesser nach den Berechnungen der kinetischen Gastheorie zwischen 0,1—1,0 $\mu\mu$ (Millionstel Millimeter) schwankt, muss man auf diese Art der Nachweisung von vornherein verzichten. Die Anwendung der Gesetze der Mechanik auf die Hypothese, dass der Wärme Molecularbewegung zu Grunde liegt, hat jedoch zu Resultaten geführt, welche den Satz rechtfertigen:

Wärme ist lebendige Kraft, hervorgerufen durch die Bewegung der Molecüle. In umfassender Weise hat diesen Gegenstand Clausius behandelt und seinen ausgezeichneten Untersuchungen verdankt die Entwickelung der mechanischen Wärmetheorie ihre jetzige dominirende Stellung.

1. Erster Hauptsatz. Wenn die Wärme lebendige Kraft ist, so muss nach dem Gesetz der Erhaltung der Kraft in allen Fällen, wo durch Wärme Arbeit entsteht, eine der erzeugten Arbeit proportionale Wärmemenge verbraucht werden, und umgekehrt muss durch den Verbrauch einer ebenso grossen Arbeit dieselbe Wärmemenge erzeugt werden können. Das numerische Verhältniss, welches die Beziehung zwischen Arbeit und Wärme ausdrückt, wurde von dem englischen Ingenieur James Prescott Joule durch eine Anzahl in mannigfaltiger Weise modificirter Versuche festgestellt. Eine im Jahre 1850 veröffentlichte Untersuchung beruht auf dem Princip der Reibung von Flüssigkeiten. Ein rotirendes Schaufelrad von Messing, mit 8 Speichen, welche zwischen vier, an einem Messinggestell befestigten Armen rotiren, befindet sich in einem mit Wasser gefüllten kupfernen Kasten. Die Rotation wird durch zwei an der Axe einander gegenübergestellte, über die Rolle geführte Gewichte bewirkt und dadurch die dem Volumen nach bekannte Wassermenge erwärmt. Als Mittel aus 40 Versuchen erhielt er durch eine Arbeit, welche die an der Axe angreifenden Gewichte durch ihr Sinken leisteten im Betrage von 773,64 Fusspfund, eine Wärmemenge, ausreichend, um 1 Pfund Wasser um 1° F. zu erwärmen. Um demnach

*) Temperaturen, welche man von dem absoluten Nullpunkt ab rechnet, bezeichnet man gewöhnlich mit dem Buchstaben T.

1 *kg* Wasser um 1° C.*) zu erwärmen, d. h. um eine grosse Calorie zu erzeugen, bedarf es einer Arbeit von 424,45 *kg* Mt**). Für den wahrscheinlich genauesten Werth derjenigen Arbeit, welche eine Wärmeeinheit erzeugt, hält Joule 423,852 *kg* Mt, rund 424. Tritt umgekehrt Wärme (Q) in einen Körper ein, so wird nicht ohne Weiteres die gesammte Wärme zu äusserer Arbeit (W) verwendet, (durch Ausdehnung unter Ueberwindung äussern Druckes), sondern auch zu innerer Arbeit. Es vergrössert die in den Körper gelangte Wärme die Amplitude der Schwingungen, vermehrt somit die lebendige Kraft der Molecularbewegung (H Wärmeinhalt) und vergrössert auch die mittleren Abstände der Molecüle. Die Vergrösserung der Abstände ist bedingt durch Ueberwindung der Anziehungen, womit innere Arbeit geleistet wird (J. Werkinhalt) ähnlich, wie durch Vergrösserung der molecularen Schwingungsamplitude. Die Summe dieser beiden Arbeitsgrössen H + J = U findet sich ebenso in dem Körper aufgespeichert wie die Arbeit, welche wir zur Hebung einer Last aufwenden, in der gehobenen Last vorhanden ist; sie stellt einen gewissen inneren Arbeitsvorrath dar, welchen Kirchhoff als die Wirkungsfunction, Thomson als die mechanische Energie eines Körpers in einem gegebenen Zustande bezeichnet. Clausius, welcher diese Grösse 1850 in die Wärmelehre einführte, definirte U als die Summe der hinzugekommenen freien Wärme und der zu innerer Arbeit verbrauchten Wärme, acceptirte aber später den Thomson'schen Namen Energie. Die Arbeit eines bestimmten Wärmequantums wird somit, wenn wir die betreffenden Grössen unendlich klein annehmen, ausgedrückt werden können durch die Gleichung: $dQ = dU + dW$. In dieser den ersten Hauptsatz darstellenden Gleichung, bedeutet dQ die aus- oder eingetretene Wärme, dU die Aenderung der inneren Energie und dW die nach Wärmemaass gemessene äussere Arbeit, d. h. denjenigen numerischen Werth der Arbeit, den man erhält, wenn man die Arbeitsgrösse, welche einer Wärmeeinheit äquivalent ist, (424 Arbeitseinheiten = 1 Wärmeeinheit) als Einheit der Arbeit annimmt (1 Arbeitseinheit = $^1/_{424}$ Wärmeeinheiten). Die Arbeit, welche erforderlich ist, um 1 *kg* um 1 Mt zu heben, ist äquivalent $^1/_{424}$ derjenigen Wärmemenge, durch welche 1 *kg* Wasser um 1° C. erwärmt wird. Für diese nur in anderer als der mechanischen Masseinheit (1 *kg* Mt) nämlich in calorischem Masse ausgedrückten Arbeit gebraucht Clausius den Namen Werk.

Eliminirung der inneren Arbeit bei Kreisprocessen. Die Grössen dU und dW verhalten sich verschieden. Stellen wir uns vor, dass einem Körper ein bestimmtes Quantum Wärme zugeführt und dieselbe Menge ihm entzogen wurde, so ergiebt sich daraus mit Nothwendigkeit, dass auch H und J ihren ursprünglichen Werth wieder erreicht haben, d. h. die Zunahme innerer Energie ist nach dem Durchlaufen der Zustandsveränderung = 0. Der Weg, auf welchem Zunahme und Abgabe der Energie erfolgt, kann bei diesem Vorgang, welcher als Kreisprocess be-

*) Von 0° auf 1°, vielfach wird auch die Calorie auf die Erwärmung des Wassers, bei grösster Dichtigkeit, von 4° auf 5° bezogen, aus practischen Gründen, namentlich für thermochemische Messungen auf Erwärmung von 15° auf 16°.

**) Die Arbeit im Sinne der Mechanik ist bekanntlich das Product aus einer Kraft in den Weg, welcher in der Richtung der Kraft zurückgelegt wird. Als absolute Einheit der Kraft wird jene betrachtet, welche der Einheit der Masse (einem Gramm) während der Einheit der Zeit (einer Secunde) die Einheit der Geschwindigkeit (ein Centimeter pro Secunde) ertheilt. Die practische Einheit der Kraft ist diejenige, mit welcher 1 *g* irgend eines Stoffes von der Erde angezogen wird. Dieselbe ist 980,5 mal grösser als die absolute, weil 1 *g* durch die Schwere in einer Secunde die Geschwindigkeit von 980,5 *cm* pro Secunde erhält.

zeichnet wird, ein beliebiger sein, d. h. es ist dU gleichbedeutend mit potentieller Energie, dU besitzt ein Ergal (Gesetz von der Erhaltung der Energie, Bd. I, S. 160). Das lässt sich von der Grösse dW nicht aussagen, dW ist von dem äusseren Wege nicht unabhängig oder was dasselbe bedeutet, dW, die nach aussen geleistete Arbeit, hat nach dem Durchlaufen der Zustandsveränderung des Körpers nicht den Werth Null. Lassen wir den Process innerhalb endlicher Grenzen verlaufen, so ist der Betrag der Summe aller dQ d. h. das Integral derselben.

$$\int dQ = \int dU + \int dW \text{ oder } Q = U - U_0 + W$$

U_0 bedeutet die innere Energie im Anfangszustand, U diejenige am Endzustand. Den absoluten Werth der Grössen U kann man vollständig auf empirischem Wege nie bestimmen, da man nicht in der Lage ist, den gesammten Energiegehalt eines Körpers in irgend einem Zustande anzugeben, welcher experimentell zugänglich wäre. Da wir aber im vorliegenden Falle einen Kreisprocess vorausgesetzt haben, muss, wie die Begriffsbezeichnung schon ausdrückt, die ursprüngliche Energie gleich derjenigen sein, welche nach dem Durchlaufen der Zustandsveränderung vorhanden ist, d. h. $U = U_0$, womit die inneren Arbeitsgrössen zunächst eliminirt sind. Unter den gemachten Voraussetzungen haben wir also

$$Q = W \text{ oder in Worten:}$$

Für einen Kreisprocess ist die während des Processes zugeführte Wärmemenge gleich der geleisteten Arbeit. Diese aus dem ersten Hauptsatze abgeleitete Folgerung gilt ohne jede Einschränkung.

2. Zweiter Hauptsatz. Der zweite Hauptsatz der mechanischen Wärmetheorie spricht aus, welcher Betrag von Wärme bei irgend einem umkehrbaren Kreisprocess eines Körpers in Arbeit verwandelt werden kann und gestattet eine Reihe wichtiger Schlüsse.

a) Umkehrbare Kreisprocesse. Was man unter Umkehrbarkeit eines Kreisprocesses zu verstehen hat, wird am besten an einem Beispiel klar werden. Es sei eine Gasmasse von dem Volumen v_1 der Temperatur T_1 in einer festen Umhüllung eingeschlossen, auf welche sie den Druck p_1 ausüben wird. Wir lassen das Gas bis V_1 sich ausdehnen, die Temperatur soll aber dieselbe bleiben. Da das Gas bei der Ausdehnung sich nach den Gesetzen der kinetischen Gastheorie abkühlt, denkt man sich zur Erhaltung der Temperatur T_1 von Seiten eines Körpers K_1, der als unendlich grosses Wärmereservoir ebenfalls mit der Temperatur T_1 angenommen wird, eine Quantität Wärme = Q_1 der sich ausdehnenden Gasmasse zuströmen. Die Curve, welche die Volumenzunahme unter Berücksichtigung der Druckänderung graphisch darstellt (Abscissen = Volumen, Ordinaten = Druck) ist eine sogenannte isothermische Curve, die in ihrem Gesammtverlauf einer gleichseitigen Hyperbel entspricht. In Fig. 1 stellt die gekrümmte Linie a b ein, der bis V_1 sich erstreckenden Ausdehnung proportionales Stück einer solchen isothermen Curve dar. Nach Herstellung der ursprünglichen Temperatur unterbrechen wir den Zusammenhang mit der äusseren Wärmequelle K_1 und bewirken eine weitere Vergrösserung des Volumens bis zum

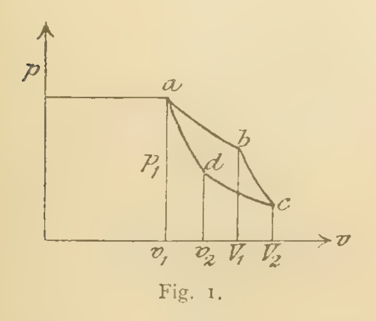


Fig. 1.

Punkte V_2. Das Gas dehnt sich bis dahin entsprechend dem Stück b c aus, welches einem kleinen Abschnitt einer adiabatischen Curve conform ist. Derartige Curven verlaufen steiler als die isothermen und sie werden erhalten, wenn eine Gasmasse sich ohne Wärmezufuhr von aussen ausdehnt unter der Voraussetzung, dass während dieses Verlaufes der Volumenzunahme die Hülle zuströmender Wärme gegenüber sich undurchdringlich verhält (ἀδιαβατικῶ). Da die Wärmezufuhr abgeschnitten, erniedrigt sich die Temperatur von T_1 auf T_2. Jetzt drücken wir das Gas zusammen bis v_2, entsprechend dem Abschnitt einer isothermen Curve c d, indem wir gleichzeitig für Constanz der Temperatur sorgen. Bei Compressionen entwickelt sich Wärme. Soll T_2 constant bleiben, so muss während der Compression Wärme entzogen werden es sei dies das Wärmequantum Q_2, welches an ein gleichfalls unendlich gross gedachtes Wärmereservoir K_2 von der Temperatur T_2 abströmen soll. Von v_2 reguliren wir die Compression derart, dass die Gasmasse ihr ursprüngliches Volumen $v_1 p_1$ wieder erreicht und zwar auf dem Wege der adiabatischen Curve d a, wodurch die Temperatur innerhalb des comprimirten Gasvolumens von T_2 auf T_1 ansteigt. Im Verlauf der Ausdehnung längs des Weges a b c hat das Gas mechanische Arbeit geleistet. Bei der Compression von c d bis a ist Arbeit verbraucht worden, wofür das Flächenstück a d c V_2 v_1 ein Maass abgiebt. Der Arbeitsverbrauch war aber ein geringerer als die bei der Ausdehnung gewonnene Arbeit, deren Grösse durch die Fläche a b c V_2 v_1 gemessen wird. Es ist somit ein Ueberschuss an gewonnener positiver Arbeit bei diesem Verlauf des Kreisprocesses vorhanden, welcher durch das Viereck a b c d dargestellt wird, dessen Werth wir auch aus der Differenz $Q_1 - Q_2 = Q$, dem Werk ermessen können. Nun kann man aber den vorher beschriebenen Process in umgekehrter Ordnung ausführen; bei Volumenzunahme auf adiabatischem Wege von v_1 bis v_2 sinkt alsdann die Temperatur auf T_2; isotherm sich ausdehnend bis V_2 nimmt das Gas die Wärmemenge Q_2 (aus K_2) auf, worauf adiabatische Compression unter Erhöhung der Temperatur auf T_1 bis zum Volumen V_1 und schliesslich isotherme Compression bis v_1 unter Abgabe der Wärmemenge Q_1 (an K_1) erfolgt; auf diese Weise erhält man dieselbe Grösse a b c d als Ueberschuss der verbrauchten Arbeit über die durch Wärme erzeugte. Dasselbe Flächenstück misst also bei der Umkehrung des Kreisprocesses den Arbeitsverlust. In den Untersuchungen, welche sich speciell auf die bewegende Kraft der Wärme beziehen, pflegt man nach dieser auch das Vorzeichen der Arbeit zu bestimmen, indem man die durch Wärme bewirkte Ueberwindung irgend einer anderen Kraft als Arbeit der Wärme positiv und die von einer anderen Kraft vollführte Arbeit negativ rechnet. Stellen wir uns nun vor, dass dieselbe Gasmasse den Kreissprocess in der zuerst angegebenen Form unter positiver Arbeitsleistung durchlauft und unmittelbar im Anschluss daran in umgekehrter Ordnung, so gewinnen wir zunächst Arbeit; gleichzeitig wird dem höher temperirten Wärmereservoir die Wärmemenge Q_1 entzogen und die Quantität Q_2 dem Reservoir von der niedrigeren Temperatur T_2 zugeführt. Der Prozess geht zu Ende und verläuft nun entgegengesetzt, wobei die gewonnene Arbeit wieder verbraucht wird, die gesammte Arbeit ist somit = o. Bei dem umgekehrten Process entziehen wir aber dem kälteren Wärmereservoir von der Temperatur T_2 die Quantität Q_2' und führen jenem von der Temperatur T_1 das Wärmequantum Q_1' zu. Da Q_1 entzogen, Q_1' zugeführt ist, so muss durch beide Processe dem Wärmereservoir von der Temperatur T_1 zugeführt sein die Wärmemenge $Q_1' - Q_1$, desgleichen dem Reservoir von T_2 das Wärmequantum $Q_2 - Q_2'$. Nach unserer Voraussetzung ist die gesammte Arbeit = o.

Es ist nun von Carnot 1824 der Satz aufgestellt worden: »Arbeit kann durch Wärme nur gewonnen werden, wenn Wärme von einem höheren Temperaturniveau auf ein niedrigeres sinkt.« Diese Nothwendigkeit hat denselben

veranlasst, den Wärmeubergang von hoherer zu niederer Temperatur mit dem Falle eines Gewichtes zu vergleichen und in dem Uebergange selbst die Quelle der Arbeitsleistung zu suchen, welche z. B. Dampfmaschinen liefern. Nachdem man erkannt hatte, dass die Gewinnung von Arbeit einen äquivalenten Verbrauch von thermischer Energie voraussetzt, konnte diese Meinung nicht länger festgehalten werden. Neben dem Abfall der Wärme zu niederer Temperatur, muss, wie es auch experimentell erwiesen wurde, eine der gewonnenen Arbeit entsprechende Wärmemenge verbraucht werden und verschwinden. Es ist dies ein besonderer Fall jenes allgemeinen Princips, dass Aenderungen im Energiezustande gegebener Systeme nur eintreten können, wenn die Intensitäten der Energie verschieden sind. Zur Erklärung des Ausdruckes Intensität der Energie diene folgende Bemerkung. Jede Form der Energie lässt sich im Allgemeinen in zwei Factoren zerlegen, wovon der eine derselben, welcher die Intensität der Energie bezeichnet, in allen Theilen eines Systems denselben Werth haben muss, wenn innerhalb des Systems keine Verschiebungen eintreten sollen. Die Intensität der Energie wird in den betreffenden Bezeichnungen für die verschiedenen Energieformen ausgedrückt: in der Formel für die kinetische Energie $m \frac{v^2}{2}$ durch die »Geschwindigkeit« v, in der für potentielle Energie fh durch die »Kraft«*) f, in der für thermische ts durch die »Temperatur« t, in der für elektrische Energie eq durch die »elektromotorische Kraft« e. Für die zweiten Factoren gelten die Definitionen: m = Masse, h = den bei einer Zustandsänderung zurückgelegten Weg, s = specifische Wärme, q = Elektricitätsmenge.

Clausius erweiterte den Carnot'schen Satz, indem er ergänzend hinzufügte: »und es kann Wärme nicht von selbst, ohne Compensaton**), d. h. ohne verbrauchte äussere Arbeit von einem kälteren auf einen wärmeren Körper übergehen« und lieferte den Beweis für den Satz in dieser neuen Fassung an der Hand der Betrachtung umkehrbarer Kreisprocesse. Arbeit ist aber bei der angenommenen Verbindung beider Kreisprocesse nicht gewonnen worden, folglich kann auch keine Wärme verloren gegangen sein; es muss nothwendig $Q_1' - Q_1 = 0$, ebenso $Q_2 - Q_2' = 0$ sein, oder, was dasselbe besagt, $Q_1' = Q_1$ und $Q_2 = Q_2'$, somit auch $\frac{Q_1}{Q_2} = \frac{Q_1'}{Q_2'}$ Hieraus ergiebt sich:

$$\frac{Q_1}{Q_2} - 1 = \frac{Q_1'}{Q_2'} - 1 \text{ oder}$$

$$\frac{Q_1 - Q_2}{Q_2} = \frac{Q_1' - Q_2'}{Q_2'}$$

Da $Q_1 - Q_2$ der in Arbeit verwandlungsfähigen Wärme Q gleich ist, so geht die Gleichung über in

$$\frac{Q}{Q_2} = \frac{Q'}{Q_2'}$$

Wenn wir also eine Gasmasse arbeiten lassen, so dass die aufgenomme Wärme bei T_1 aufgenommen, und die abgegebene bei T_2 abgegeben ist, so ist das Verhältniss derjenigen Wärme Q, welche dabei in Arbeit verwandelt wird, zu derjenigen Wärmemenge Q_2, welche von dem Wärmereservoir hoherer Temperatur K_1 zu jenem

*) Maass des Strebens eines Punktes, seinen Zustand zu ändern.

**) Von zwei dem Vorzeichen nach entgegengesetzten Verwandlungen, welche sich, algebraisch summirt, gegenseitig aufheben, gebraucht man den Ausdruck compensiren.

niederer Temperatur K_2 übergeführt wurde, constant, das Verhältniss $\frac{Q}{Q_2}$ hängt demnach nur von den Temperaturgrenzen ab, zwischen denen die Arbeit geleistet wird.

Da $\frac{Q}{Q_2}$ nur von den Temperaturen T_1 und T_2 abhängig ist, so muss auch das Verhältniss $\frac{Q_1}{Q_2}$ eine Function derselben Temperaturen sein. Diese Bestimmung lässt sich mit Hülfe der Gleichung für vollkommene Gase leicht ausführen und wir erhalten $\frac{Q_1}{Q_2} = \frac{T_1}{T_2}$. Diese Gleichung sagt aus, dass die aufgenommenen und abgegebenen Wärmemengen sich verhalten wie die absoluten Temperaturen. Das Verhältniss $\frac{Q_1}{Q_2}$ hängt von der Natur der arbeitenden Materie nicht ab, da eine auf das Material bezügliche Grösse in der Gleichung fehlt; das, was für einen an vollkommenen Gasen ablaufenden Doppel-Kreisprocess ermittelt wurde, gilt unter analogen Bedingungen für jede Substanz. Durch Vertauschung der inneren Glieder in der letzten Gleichung erhalten wir $\frac{Q_1}{T_1} = \frac{Q_2}{T_2}$. Von der Wärmemenge Q_1 und Q_2 ist die erstere von der die Arbeit vermittelnden Materie aus dem Wärmereservoir K_1 aufgenommen und ein Theil davon in Arbeit verwandelt worden, die letztere, Q_2, wurde von dem Arbeitsmedium an K_2 abgegeben. Zweckmässig unterscheidet man die an K_2 abgegebene Wärmemenge Q_2 durch das negative Vorzeichen von der anderen partiell in Arbeit umgewandelten positiv angenommenen Wärme Q_1, so dass die obige Gleichung übergeht in

$$\frac{Q_1}{T_1} = -\frac{Q_2}{T_2} \text{ oder } \frac{Q_1}{T_1} + \frac{Q_2}{T_2} = 0$$

Dies ist die Gleichung für den zweiten Hauptsatz der mechanischen Wärmetheorie, welchen Clausius auch den Satz von der Aequivalenz der Verwandlung nennt. Thatsächlich ist ja bei dem Doppelkreisprocess in der ersten Phase eine gewisse Wärmemenge von dem hoher temperirten Wärmereservoir K_1 auf den Körper K_2 von niedrigerer Temperatur übertragen worden. Einen solchen Wärmeübergang kann man mit Fug und Recht als eine Verwandlung bezeichnen, da man sagen kann, es ist Wärme von der einen Temperatur (T_1) in Wärme von der anderen Temperatur (T_2) verwandelt worden. Gleichzeitig wird aber bei Uebertragung der Wärme von K_1 auf K_2 äussere Arbeit gewonnen. Die beiden erwähnten Arten von Verwandlungen stehen untereinander in einem gewissen Zusammenhange derart, dass sie sich gegenseitig bedingen und die eine die andere ersetzen kann. Die Beziehungen der Verwandlungen lassen sich mit den Worten charakterisiren: Wenn bei einem Kreisprocess ein gewisses Quantum Wärme in Arbeit verwandelt wird, so muss nothwendig gleichzeitig ein gewisses anderes Quantum von Wärme von einem wärmeren auf einen kälteren Körper übertragen werden. Derartige Verwandlungen nennt Clausius äquivalent. Der Aequivalenzwerth der Umwandlung einer Wärmemenge Q_1 aufgenommen bei der Temperatur T_1 in Arbeit, wird ausgedrückt durch den Quotienten $\frac{Q_1}{T_1}$, oder mit anderen Worten: In allen Fällen, wo die Wärme durch Ueberwindung von Widerständen eine mechanische Arbeit leistet, ist die Grösse der Widerstände, welche sie überwinden kann, proportional der absoluten Temperatur. Der Aequivalenzwerth der Verwandlung von Wärme höherer Temperatur in solche von niederer Temperatur wird für umkehrbare Kreis-

processe durch die Gleichung des zweiten Hauptsatzes ausgedruckt $\frac{Q_1}{T_1} + \frac{Q_2}{T_2} = o$,
d. h. es ist in diesem Falle keine definitive Wärmeverwandlung eingetreten.

Der zweite Hauptsatz gewährt die Möglichkeit für jeden noch so complicirten umkehrbaren Kreisprocess, in welchem beliebig viele Verwandlungen der beiden Arten vorkommen, den Ausdruck abzuleiten, welcher den Gesammtwerth aller dieser Verwandlungen darstellt. Nehmen wir also an, dass verschiedene als Wärmereservoire dienende Körper K_1 K_2 K_3 etc. mit den Temperaturen T_1 T_2 T_3 während des Processes die Wärmemengen Q_1 Q_2 Q_3 übertragen haben (wobei von dem Arbeitsmedium empfangene Wärmemengen als negativ abgegebene angesehen werden) so wird der Gesammtwerth aller Verwandlungen durch die algebraische Summe dargestellt:

$$\frac{Q_1}{T_1} + \frac{Q_2}{T_2} + \frac{Q_3}{T_3} \dots = o$$

oder wenn wir die Summe durch ein Summenzeichen andeuten:

$$\sum \frac{Q}{T} = o.$$

Stellt man sich die betreffenden Wärmemengen unendlich klein vor, als Wärmeelemente (Wärmedifferentiale) dQ_1 dQ_2 $dQ_3 \cdots$ so nimmt die Summe die Form des Integrals an:

$$\int \frac{dQ}{T} = o,$$

oder in Worten: Wenn ein Körper eine beliebige Anzahl von Kreisprocessen durchläuft, wovon jeder einzelne auch im umgekehrten Sinne durchlaufen wird, so ist der Aequivalenzwerth sämmtlicher Verwandlungen (Verwandlungswerth, Entropie — τροπή Verwandlung) gleich Null.

Derartige Kreisprocesse, welche vollständig rückgängig zu machen sind, reversible, umkehrbare, neutrale Processe, lassen sich mit Hülfe besonderer Vorrichtungen verwirklichen. Hierbei ist unter der Möglichkeit des »vollständig Rückgängigmachens« die Fähigkeit eines materiellen Systems zu verstehen nach Durchlaufen eines Kreisprocesses aus seinem Endzustand genau wieder in den alten Anfangszustand auf irgend eine, ganz beliebige Weise zurückzukehren und zwar so, dass auch ausserhalb des Systems keine bleibende Veränderung eintritt.

b) Nicht umkehrbare Kreisprocesse. Unter Einfluss der frei waltenden Naturkräfte verlaufen die Zustandsänderungen eines materiellen Systems in der Weise, dass ausserhalb des Systems bleibende Veränderungen gesetzt werden. Die Voraussetzungen für einen umkehrbaren Kreisprocess sind deshalb nicht erfüllt. Nehmen wir in dem oben durchgeführten Beispiel den Fall an, dass der Aequivalenzwerth der Verwandlung von Wärme höherer Temperatur in solche niederer Temperatur nicht gleich Null sei, so kann die Differenz nur durch einen definitiven Uebergang von Wärme höherer Temperatur auf das Reservoir niederer Temperatur unter Vermittelung des dem Kreisprocess unterworfenen Körpers entstanden sein; es kann sich nur um eine von diesem veränderlichen Körper abgegebene Wärmemenge handeln; das Umgekehrte, ein Wärmeübergang von einem kälteren zu einem wärmeren Reservoir von selbst — ohne Compensation — ist nach dem Carnot-Clausius'schen Satze nicht möglich. Die von dem veränderlichen Körper abgegebenen Wärmemengen werden als negative betrachtet; da negative Grössen in der algebraischen Summe der Aequivalenzwerthe uncompensirt vorhanden sind, so nimmt diese die Form an:

$$\left(\frac{Q_1}{T_1} + \frac{Q_2}{T_2} + \frac{Q_3}{T_3} + \cdots\right) = 0$$

oder

$$-\sum \frac{Q}{T} = 0$$

demnach auch

$$-\int \frac{dQ}{T} = 0$$

oder in der gewöhnlichen Schreibweise

$$\int \frac{dQ}{T} = 0.$$

In der allgemeinsten Fassung können wir somit den zweiten Hauptsatz durch die Gleichung ausdrücken

$$\int \frac{dQ}{T} \leqq 0.$$

Die nicht umkehrbaren Processe werden auch als freiwillig verlaufende oder *natürliche* bezeichnet. Die Frage nach den charakteristischen Merkmalen eines natürlichen und eines reversiblen Vorganges führt zu der Erkenntniss, dass diese Unterscheidung allein beruht auf der Beschaffenheit des Anfangs- und des Endzustandes, nicht aber auf den sonstigen Verlauf eines Processes; es kommt nur darauf an, festzustellen, um es zu wiederholen, ob es möglich ist oder nicht, ein materielles System auf irgend eine Weise aus dem Endzustande in den Anfangszustand derart überzuführen, dass ausserhalb des Systems keine bleibende Wirkung eintritt. *Planck* unterscheidet die beiden möglichen Fälle durch folgende anschauliche Bezeichnung: Bei *natürlichen* Processen hat die Natur mehr Vorliebe für den Endzustand als für den Anfangszustand; bei einem *reversiblen* Process würde mehr Vorliebe für den Anfangs- als für den Endzustand vorauszusetzen sein. Damit ist nichts weiter gesagt, als dass der Uebergang von einem Zustand zum andern im ersten Falle nur in einer Richtung möglich ist, im zweiten dagegen nach Belieben in jeder Richtung vor- und rückwärts.

c) *Bedeutung der Entropie.* Die Grösse der »Vorliebe« der Natur für den betreffenden Zustand lässt sich angeben durch die Entropie. Die Bedeutung dieses von *Clausius* eingeführten Begriffes lässt sich aus Folgendem entnehmen. Die Gleichung für reversible Kreisprocesse $\int \frac{dQ}{T} = 0$ besagt, dass das auf beliebige nach einander stattfindenden Veränderungen eines Körpers bezügliche Integral jedesmal gleich Null wird, so oft der veränderliche Körper wieder in seinen Anfangszustand zurückkehrt, welches auch die dazwischen liegenden Zustände sein mögen. Der unter dem Integralzeichen stehende Ausdruck $\frac{dQ}{T}$ muss das vollständige Differential einer Grösse sein, welche nur von dem augenblicklichen Zustand des Körpers und nicht von dem Wege, auf welchem der Körper in diesen Zustand gelangt ist, abhängt. Bezeichnet man diese Grösse mit S, so können wir setzen: $\frac{dQ}{T} = dS$; dS lässt sich als eine vom Wege unabhängige Function ohne Weiteres integriren: $\int \frac{dQ}{T} = S - S_0$. Hieraus ergiebt sich $S = S_0 + \int \frac{dQ}{T}$. Handelt es sich um nicht umkehrbare Processe, bei denen der Endzustand vom Anfangszustand verschieden ist, so kann man aus dieser Reihe von Veränderungen nachträglich einen Kreisprocess bilden, wenn man noch solche Veränderungen hinzufügt, durch welche der Körper wieder

aus seinem erreichten Endzustand in seinen Anfangszustand übergeführt wird. Von diesen neu hinzugefügten Veränderungen wollen wir annehmen, dass sie in umkehrbarer Weise stattfinden. Gehen wir von der Gleichung $-\int \frac{dQ}{T} = 0$ aus, so können wir das darin vorkommende Integral in zwei Theile zerlegen, von denen sich der erste auf den ursprünglich gegebenen Hingang aus dem Anfangszustand in den Endzustand, der zweite auf den hinzugefügten Rückgang bezieht. Letzteres wird durch den Index r kenntlich gemacht. Obige Gleichung erweitert sich demnach zu $-\int \frac{dQ}{T} - \int_r \frac{dQ}{T} = 0$. Da der Rückgang in umkehrbarer Weise stattfinden soll, so können wir für das zweite Integral den Werth $\int_r \frac{dQ}{T} = S - S_0$ einsetzen, müssen aber wegen der Integration in entgegengesetzter Richtung (vom Endzustand bis zum Anfangszustand) die Grenzen und damit die Vorzeichen umkehren. Wir erhalten also:

$$-\int \frac{dQ}{T} - (S - S_0) = 0$$

$$-\int \frac{dQ}{T} - S + S_0 > 0$$

wegen Integration in umgekehrter Richtung

$$\int \frac{dQ}{T} - S_0 + S > 0$$

$$S = S_0 + \int \frac{dQ}{T}$$

Die zu bestimmende Grösse S hat somit den für natürliche und reversible Processe zusammengefassten Werth:

$$S = S_0 + \int \frac{dQ}{T}$$

In Worten: Die Entropie eines materiellen Systems in einem gegebenen Zustande ist die Summe aller unendlich kleinen Wärmemengen, jede dividirt durch ihre absolute Temperatur, welche das System nach aussen (durch Leitung oder Strahlung, cf. unten) abgiebt, wenn es aus dem gegebenen Zustand durch einen beliebigen reversiblen Prozess in einen gewissen willkürlich fixirten Nullzustand übergeführt wird. Der Werth der Entropie in einem gegebenen Zustand ist eindeutig bestimmt bis auf eine additive Constante, die von der Wahl des Nullzustandes abhängt. — Der wichtige Begriff der Entropie stellt somit eine Grösse dar von derselben Dimension wie eine specifische Wärme, eine Wärmemenge dividirt durch eine Temperatur. Wie bei der Energie lässt sich auch bei der Entropie der absolute Werth für irgend einen Körper nicht angeben, da man nicht weiss, wie viel Wärme der Körper vom absoluten Nullpunkt aus aufgenommen hat, sondern man muss von einem willkürlich gewählten Ausgangspunkt aus zählen. Je mehr Wärme ein Körper aufgenommen hat und je geringer dabei seine Temperatur-Erhöhung ausgefallen ist, um so mehr ist seine Entropie gewachsen. Wenn wir 1 *g* Eis bei 0° (273° in absoluter Zählung) schmelzen, so nimmt die Entropie, da die latente Schmelzwärme 80 cal. beträgt, um $\frac{80}{273}$ zu. Bei Erwärmen bis 100° ist die Zunahme der Entropie $\int_{273}^{373} \frac{dQ}{T} dT$ oder, da die Wärmezunahme für jeden Grad eine kleine Calorie beträgt log. nat. $\frac{373}{273} = 0{,}3006$. Dampf von 100° und Atmosphärendruck hat endlich noch $\frac{590}{273}$

mehr. Zwischen dem Zustand des Eises bei 0° und dem des Dampfes bei 100° findet also eine Entropiezunahme von 2,175 statt (Ostwald). Nach Einführung des Entropiebegriffs kann man den zweiten Hauptsatz in der viel benutzten Form schreiben: $dQ \leqq TdS$. Da die nicht umkehrbaren Prozesse überwiegend, ja ausschliesslich in der Natur zur Geltung kommen, so lässt sich der Satz aufstellen: Die Entropie eines materiellen Systems im Endzustand eines Prozesses ist stets grösser (im Grenzfall ebenso gross) wie im Anfangszustand (Prinzip der Vermehrung der Entropie). Der Grenzfall, die reversiblen Prozesse (zu denen auch alle im engeren Sinne mechanischen gehören, da sie an dem innern Zustande des Körpers nichts ändern), ist nur ein idealer; man kann daher auch sagen: Die Entropie eines materiellen Systems kann in der Natur immer nur vermehrt, niemals vermindert werden. Jeder Prozess in der Natur entspricht somit einer bestimmten Entropievermehrung. Damit soll jedoch keineswegs gesagt sein, dass das Entropieprincip die Vergrösserung der Entropie jedes einzelnen Körpers durch irgend eine in der Natur eintretende Aenderung verlangt; nur für die Summe der Entropien aller durch den Prozess tangirter Körper gilt dieser Satz. Dabei kann es sehr wohl vorkommen, dass die Entropie eines einzelnen Körpers sich vermindert, was z. B. immer der Fall ist, wenn dem Körper Wärme durch Leitung entzogen wird. Die Entropieänderung der Umgebung muss naturgemäss als Glied in die Summe aller Entropieänderungen mit aufgenommen werden. Denkt man sich die Grösse S unter Berücksichtigung aller dieser Umstände für das ganze Weltall gebildet, und daneben in analoger Weise die aus dem ersten Hauptsatz herzuleitende Grösse U, so kann man die den beiden Hauptsätzen der mechanischen Wärmetheorie entsprechenden Grundgesetze des Weltalls in folgender einfacher Form aussprechen:

1. Die Energie der Welt ist constant (Energieprincip).
2. Die Entropie der Welt strebt einem Maximum zu (Entropieprincip).

Zu den natürlichen Prozessen gehören z. B. die unmittelbaren Wärmeübergänge von warmen zu kalten Körpern, welche durch Leitung oder Strahlung stattfinden, wobei in nicht rückgängig zu machender Weise die Entropie des kälteren vermehrt wird. Indem nämlich der wärmere Körper bei T_1° die Wärmemenge Q verliert, vermindert er seine Entropie um $\frac{Q}{T_1}$; dieselbe Wärmemenge vermehrt die Entropie des kältern Körpers, dessen Temperatur T_2 sei, um $\frac{Q}{T_2}$. Da $T_1 > T_2$, so ist $\frac{Q}{T_1} < \frac{Q}{T_2}$, d. h. die gesammte Entropie der beiden Körper nimmt durch den Temperaturausgleich zu. Diese Entropiezunahme $-\frac{Q}{T_1} + \frac{Q}{T_2} > 0$*), welche auch geschrieben werden kann $\frac{Q}{T_2} - \frac{Q}{T_1} > 0$ oder $Q\left(\frac{1}{T_2} - \frac{1}{T_1}\right) > 0$ ist der Aequivalenzwerth der uncompensirten Verwandlung bei dem Uebergang der Wärmemenge Q von der Temperatur T_1 zur Temperatur T_2. Gemäss dem Satze, dass die Wärme nicht von selbst aus einem kälteren in einen wärmeren Körper übergeht, wohl aber umgekehrt, existirt in allen vorhandenen Temperatur-Unterschieden eine beständige Ursache zur Erhöhung der Gesammtentropie, die durch keinen entgegengesetzten Vorgang compensirt wird. Ferner sind hierher zu zahlen: die Erzeugung von Wärme durch Reibung oder Stoss. Für diesen Fall ergiebt sich die Entropiezunahme als Aequivalenzwerth einer un-

*) Gleichbedeutend mit

$$\left(\frac{Q}{T_1} - \frac{Q}{T_2}\right) < 0.$$

compensirten Verwandlung von Arbeit in Wärme ganz direct. Wenn z. B. durch einen Process wie den der Reibung eine Wärmemenge Q' durch Arbeit erzeugt ist und diese sich schliesslich in einem Körper von der Temper T' befindet, so hat die dabei eingetretene uncompensirte Verwandlung den Werth $\frac{Q'}{T'} > 0$ Für reversible Prozesse, bei welchen eine totale Compensation stattfindet, ergiebt sich aus den früher angegebenen Beziehungen, dass alsdann auch die Verwandlungswerthe aus Wärme in Arbeit (resp. aus Arbeit in Wärme) gleich sein müssen den Verwandlungswerthen des Ueberganges von Wärme höherer zu Wärme niederer Temperatur (resp. umgekehrt). Das Gesetz von der Aequivalenz der Verwandlungen lässt sich demnach auch durch die Formel wiedergeben:

$$\frac{Q'}{T'} = Q\left(\frac{1}{T_2} - \frac{1}{T_1}\right) \text{ oder } Q' = Q\left(\frac{T'}{T_2} - \frac{T'}{T_1}\right)$$

Als weitere Beispiele natürlicher Processe sind noch anzuführen: Die Ausdehnung eines Körpers ohne Leistung maximaler äusserer Arbeit und Wärmeerzeugung durch einen galvanischen Strom bei Ueberwindung des Leitungswiderstandes.

Die Anwendbarkeit des zweiten Hauptsatzes der mechanischen Wärmetheorie beschränkt sich nicht auf rein thermische Processe, sondern lässt, ähnlich dem ersten Hauptsatz, Raum für eine Verallgemeinerung, die sich auf alle uns bekannten physikalischen und chemischen Erscheinungen erstreckt, wie besonders die Arbeiten von Gibbs, Helmholtz, Horstmann, Guldberg und Waage, van t'Hoff, Planck und Anderen gezeigt haben. Die Durchführung dieser Verallgemeinerung befindet sich gegenwärtig noch in vollem Fluss und würden die gesteckten Grenzen, eine Uebersicht über die Fundamentalsätze der Wärmetheorie zu geben, überschritten werden, wenn dieses noch nicht abgeschlossene Gebiet zum Gegenstand ausführlicher Betrachtungen gemacht würde. Die wesentlichsten Thatsachen dürfen sich unserer Kenntniss indessen schon aus dem Grunde nicht entziehen, weil gerade die bei den chemischen Umsetzungen zu beachtenden Gesetzmässigkeiten uns den Schlüssel liefern zur Beurtheilung der Vorgänge bei der Wärmebildung im Thierkörper.

B. Thermochemie.

Chemische Energie und ihre Beziehungen zur Wärme. Mit allen in der Natur zu beobachtenden Vorgängen theilen die chemischen die Eigenschaft, dass durch sie die Masse der betheiligten Stoffe nicht geändert wird. Aber auch die bei chemischen Umsetzungen in Frage kommende Gesammtarbeit, welche in Erweiterung des Begriffes Energie als chemische Energie bezeichnet wird (nach Analogie mit mechanischer, thermischer, elektrischer Energie) theilen mit den übrigen Qualitäten der Energie dieselbe Grundbeschaffenheit: ihre Unzerstörbarkeit. Eine ähnliche Uebereinstimmung ergiebt sich ferner für die Formen der chemischen Energie, welche mit Rücksicht auf die speziell der mechanischen Energie beigelegten Bezeichnungen potentielle und actuelle Energie dementsprechend benannt werden. Die Berechtigung zu dieser Gleichstellung leitet sich von der Erkenntniss her, dass die durch chemische Energie geleistete Arbeit ein Ergal besitzt, d. h. die Gesammtänderung der chemischen Energie irgend eines Systems (im Wärmemaass gemessen) hängt nur vom Anfangs- und Endzustande des Systems ab, nicht aber von

den durchlaufenen Zwischenzuständen. Es folgt dies aus dem von G. H. Hess schon im Jahre 1840 als eine Erweiterung beobachteter Thatsachen aufgestellten Princip der Constanz der Wärmesummen. Die einem chemischen Vorgang entsprechende Wärmeentwickelung ist stets dieselbe, gleichgültig, ob der Vorgang auf einmal oder in beliebig vielen, beliebig getrennten Abtheilungen verläuft. Zur numerischen Bestimmung der chemischen Energie kommt die Wärme ausschliesslich deshalb in Betracht, weil chemische Energie, wie jede andere Art der Energie sich leicht und vollständig in Wärme umwandeln lässt*), eine Auswerthung äquivalenter Umwandlungen in andere Energieformen (elektrische, mechanische) hingegen mit Schwierigkeiten verknüpft ist, welche namentlich mit Bezug auf Verwandlung von chemischer Energie in mechanische so gross sind, dass ein controlirbares Beispiel dieser Verwandlungsart bisher nicht aufgefunden werden konnte. Thomson glaubte in der auftretenden elektromotorischen Kraft ein Maass für die chemische Energie gefunden zu haben, welche der bei diesen Reactionen zu beobachtenden Wärmetönung**) proportional sein sollte. Paalzow fand 1877 nun bei Gelegenheit einer Untersuchung über Flüssigkeiten eine Combination, in welcher die chemischen Prozesse nur Wärmeabsorption verursachen (Zinksulfat-Salzsäure-Zinkacetat-Zinksulfat) und trotzdem einen kräftigen Strom erzeugen. Ein Jahr später machte F. Braun noch andere Bedenken gegen Thomsons Theorie geltend. Elektrische Energie lässt sich frei verwandeln, bei zweckmässiger Anordnung völlig in mechanische überführen. Ginge nun chemische Energie, wie sie thermochemisch gemessen wird, vollständig und ohne Rückstand in elektrische über, so müsste sie gleichfalls von der Beschaffenheit der mechanischen oder elektrischen sein und gleichfalls frei verwandelbar sein. Dem widerspricht aber hauptsächlich der Umstand, dass die chemische Energie nicht, wie mechanische oder elektrische von der Temperatur unabhängig ist, sondern im Allgemeinen mit wachsender Temperatur bis Null abnimmt. Man muss daraus schliessen, dass der chemischen Energie nicht der Charakter der mechanischen oder electrischen, sondern ein der thermischen Energie vergleichbarer zukommt.

Chemische Energie tritt in den allermeisten Fällen, um in mechanische überzugehen, zunächst fast immer als Wärme auf. Wärme ist aber nicht vollständig verwandelbar, sondern nur zu einem Bruchtheil, der durch die absolute Temperatur des Ueberganges bestimmt wird. Dies geht unmittelbar aus der für umkehrbare Kreisprocesse geltenden Gleichung: $\frac{Q_1}{Q_2} = \frac{T_1}{T_2}$ hervor, wenn man sie für $Q_1 - Q_2$, die in Arbeit verwandelbare Wärme $= Q$ umformt. Da Q_2 proportional T_2 und Q_1 pro-

*) Das Umgekehrte trifft nicht zu, Wärme geht nur unvollständig in andere Formen der Energie über.

**) Die Bezeichnung Wärmetönung umfasst sowohl Wärmeentwickelung wie Wärmeabsorption.

portional T_1, so erhalten wir $\frac{Q_1 - Q_2}{Q_2} = \frac{T_1 - T_2}{T_2}$ und $\frac{Q_1 - Q_2}{Q_1} = \frac{T_1 - T_2}{T_1}$, somit $Q = Q_2 \frac{T_1 - T_2}{T_2} = Q_1 \frac{T_1 - T_2}{T_1}$. Die in Arbeit verwandelbare Wärmemenge ist um so grösser, je grösser der Temperaturunterschied $T_1 - T_2$ und je niedriger die Schlusstemperatur ist. Für $T_2 = 0$ wird $Q_2 = 0$ und $Q_2 = Q_1$, d. h. erst beim absoluten Nullpunkt liesse sich alle Wärme in Arbeit verwandeln. Für nicht umkehrbare Processe kann, da die Wärme freiwillig nur von wärmeren zu kälteren Körpern geht, der in Wärme verwandelbare Antheil nur kleiner sein als ihn obige Rechnung ergiebt. Von einer unter allen Umständen möglichen totalen Ueberführung chemischer Energie in Arbeit kann demnach keine Rede sein, da die chemischen Reactionen unabwendbar zu Wärmevorgängen führen, durch welche ein Theil der Energie sich der Verwandlung in Arbeit entzieht. **Helmholtz** unterscheidet daher auch an der chemischen Energie einen freien und einen gebundenen Antheil. Die freie Energie (F) ist derjenige Theil der Gesammtenergie (U), welcher vollständig in beliebige andere Energieformen übergeführt werden kann. Da nach der Definition von **Helmholz** $U = F + TS$ zu setzen ist, so bedeutet TS die gebundene Energie. Es ist dies derjenige Theil der Energie, welcher zur Herstellung des durch den Entropiewerth S festgestellten Zustandes erforderlich ist und welcher, da jeder existenzfähige Zustand einem Entropiemaximum entspricht, nicht innerhalb des Systems und ohne äussere Einwirkung in andere Formen übergehen kann. Die Anwendung dieses Satzes zur Prüfung der **Thomson**'schen Hypothese führte zu dem Resultat, dass durch die bei chemischen Reactionen auftretende elektromotorische Kraft nicht die thermochemisch messbare Energiedifferenz, sondern nur die verfügbar werdende freie Energie gemessen wurde.

1. Bestimmung in calorischem Mass. Um Anhaltspuncte für die Bestimmung der gesammten chemischen Energie zu erlangen, verbleibt nur der Weg, welcher von **Hess** zuerst mit Erfolg beschritten wurde, auf welchem nach Begründung der mechanischen Wärmetheorie diese als sichere Führerin sich bewährt hat. J. **Thomson** zeigte, dass der Satz von **Hess** nur eine Folge des Energieprinzips sei. Er führt die gesammte chemische Energie auf thermische zurück und weist nach, dass der Wärmeaustritt bei Entstehung einer neuen chemischen Verbindung mit äquivalentem. Verlust an Energiegehalt der ursprünglichen verknüpft ist. Die Wärmetönung bei einem chemischen Vorgange ist somit gleich der Energie der betheiligten Stoffe vor der Reaction, vermindert um jene nach der Reaction. In der Gleichung für den ersten Hauptsatz $dQ = dU + dW$ bleibt bei den meisten thermochemischen Untersuchungen das letzte Glied dW unberücksichtigt, da bei der nothwendigen Versuchsanordnung der Werth der äussern Arbeit so gering ist, dass er innerhalb der Fehlergrenzen verschwindet. Daher reducirt sich die Gleichung auf $dQ = dU$ oder integrirt: $Q = U_2 - U_1$, wobei U_1 die Energie im Anfangs-, U_2 die im Endzustande bedeutet. Die Energie misst man in Calorien. Für die gegenwärtig erreichbare Genauigkeit vieler Untersuchungen hat sich als Wärmeeinheitsmass die kleine Calorie als eine zu kleine Einheit erwiesen, weshalb von **Schuller** und **Wartha** diejenige Wärmemenge als Einheit vorgeschlagen wird, welche 1 *g* Wasser zwischen dem Siede- und dem Gefrierpunkte abgiebt.

Diese sogen. rationelle Calorie fasst das hundertfache der kleinen, und **Ostwald** kennzeichnet sie durch das grosse griechische *K*. **Berthelot** benutzt ausschliesslich die grosse Calorie als Einheit. Q, die bei den Zustandsveränderungen auftretende oder verbrauchte Wärme unterscheidet man dem Vorzeichen nach als positiv (entwickelte oder nach aussen getretene Wärme) oder negativ (verbraucht oder auf-

genommen) und bezieht dieselbe auf Gewichtsmengen, welche im Verhältniss der Formelgewichte stehen, Wasserstoff = 1 gesetzt.

2. Energiegleichungen. Auf Grundlage vorstehender Definitionen hat sich eine thermochemische Formelsprache entwickelt, welche die Energiebeziehungen kurz und für Rechnungen geeignet darzustellen vermag. Lässt man die chemischen Zeichen der Elemente und Verbindungen nicht nur die Natur- und die relativen Atomgewichte ausdrücken, sondern auch die gesammte Energie darstellen (ausgedrückt in Calorien und bezogen auf ein Gramm-Formelgewicht), so kann man Gleichungen bilden wie z. B. die folgende:

$$\mathbf{(NH_4)_2CO_3} = \mathbf{CON_2H_4} + 2H_2O - 67\ K,$$

d. h. die Energie von 96 *g* Ammoniumcarbonat beträgt ebensoviel wie die von 60 *g* Harnstoff und 36 *g* Wasser abzüglich 67 *K*. Die Umgebungstemperatur, bei welcher thermochemische Messungen fast ausschliesslich vorgenommen zu werden pflegen, beträgt 18°. Den Aggregatzustand, welcher den Energiegehalt ganz wesentlich beeinflusst, drückt Ostwald durch die Form der Buchstaben aus. Feste Körper werden durch Balkenschrift, flüssige durch gewöhnliche, gasförmige durch Cursivschrift gekennzeichnet. Die in den Gleichungen vorkommenden Energiegrössen kann man unter Wechsel des Vorzeichens auf die andere Seite schaffen, ohne dass die Gleichung dadurch ihre Gültigkeit verliert. Führen wir dies am obigen Beispiel in Bezug auf das letzte Glied aus, so erhalten wir

$$\mathbf{CON_2H_4} + 2\ H_2O = \mathbf{(NH_4)_2CO_3} + 67\ K.$$

Es geht daraus hervor, dass die Umwandlung des Harnstoffs unter Wasseraufnahme mit einer positiven Wärmetönung von 67 *K* verläuft.

Bekanntlich findet eine derartige Zersetzung des Harnstoffs unter Einfluss des Harngährungsfermentes statt, ein Vorgang, welcher die Frage gestattet, ob andere fermentative Prozesse ebenfalls unter Wärmeentwickelung verlaufen. In der That hat sich diese Regel als eine allgemein gültige erwiesen und zwar nicht nur für geformte, sondern auch für ungeformte Fermente, vorausgesetzt, dass man von secundären, durch Lösung etc. bedingten Wärmetönungen absieht.

Wärmetönungen. Von der als Verdampfungs-, Condensations-, Schmelz-, Gefrier-, Verflüchtigungs-, Dissociations-, Verbindungswärme bezeichneten Wärmetönungen hat man der letzteren Gruppe von jeher Beachtung geschenkt; es sind diejenigen, welche sich auf die Verbindungen von den freien Elementen aus beziehen.

Man nennt sie speciell Bildungswärme und versteht darunter diejenigen Wärmemengen, welche frei werden, wenn sich die Elemente zur fraglichen Verbindung vereinigen. Die Bildungswärme einer Reihe von Stoffen aus ihren Elementen sind directer Bestimmung zugänglich. Die Reactionsgleichungen für die Bildungswärme stellt man dadurch her, dass auf der einen Seite die Elemente, auf der anderen Seite die Producte und die aus den Versuchen resultirende Wärmetönung in Ansatz gebracht werden. Ist die Energieformel, welche die Elemente enthält, gegeben, so bringt man die Bildungswärme einer thermischen Verbindung aus der Energieformel in Erfahrung, wenn man die Energie der freien Elemente gleich Null setzt*). Ist z. B. gegeben

$$\mathbf{C} + 2\ O = CO_2 + 970\ K,$$

so finden wir die Bildungswärme der Kohlensäure zu 0 = CO_2 + 970 *K* oder $CO_2 = -970\ K$, d. h. 44 *g* gasförmige Kohlensäure enthalten 970 K weniger Energie als ihre Elementar-

*) Man zählt die Energiemengen, indem man willkürlich die der freien Elemente gleich Null setzt. Die absolute Grösse der Energiemengen ist vollkommen unbekannt

bestandtheile. Hieraus wird gleichzeitig ersichtlich, dass man in Energiegleichungen die Formel der Verbindungen durch die Bildungswärme substituiren kann, aber unter Umkehrung des Vorzeichens.

Für die Bildung von flüssigem Wasser aus den Elementen gilt die Gleichung $H_2 + O = H_2O + 684\ K$.

Die Gleichung $H_2O - \mathbf{H_2O} = 14{,}4\ K$ besagt, dass die Schmelzwärme des Eises $= 14\ K$ und die folgende: $H_2O = H_2O + 96{,}7\ K$, dass die Verdampfungswärme (bei 100°) $= 96{,}7\ K$ beträgt.

1. Messungsmethoden. Von den zahllosen Reactionen der Experimentalchemie eignet sich nur eine relativ geringe Zahl zu thermochemischen Messungen, bei gewöhnlicher Temperatur solche, welche in wenigen Minuten sich vollziehen (Salzbildung in wässeriger Lösung, Lösungs- und Verdünnungsvorgänge), bei höherer Temperatur die lebhaften Verbrennungen. Beide Methoden erfordern besondere Apparate, erstere metallene oder gläserne Calorimeter, letztere, insbesondere bei organischen Verbindungen benutzte Methode, ein *Verbrennungscalorimeter*. Ein solches ist von *Favre* und *Silbermann* dem von *Dulong* und *Depretz* zu Thierversuchen benutzten Wassercalorimeter nachgebildet. Es besteht im Wesentlichen aus einem mit Wasser gefüllten Cylinder, in welchen die Verbrennungskammer eingesenkt ist. In diese münden Röhren, die zur Zuführung der die Verbrennung unterhaltenden Gase bestimmt sind; die Verbrennungsproducte werden durch ein langes, schraubenförmig aufgewickeltes Metallrohr abgeleitet, um die producirte Wärme an das Calorimeterwasser abzugeben. Zur Untersuchung von Gasen verwendet *Berthelot* als Verbrennungskammer eine metallene Hohlkugel, in welcher das Gasgemenge comprimirt und nach Versenkung des Ganzen unter das Calorimeterwasser zur Explosion gebracht wird. (Calorimetrische Bombe). Ein Verfahren zur Verbrennung mit gebundenem Sauerstoff, speciell mit chlorsaurem Kali, zuerst von *Franckland* angewendet, wurde später von *Stohmann* weiter entwickelt. Der zu untersuchende Stoff gelangt mit chlorsaurem Kali und indifferenten Verdünnungsmitteln (Bimstein) zu einer Art Feuerwerkssatz gemengt in die Verbrennungskammer und daselbst zur Entzündung.

Die bei einer Verbrennung auftretende Wärmemenge ist dasjenige thermochemische Datum, welches am frühesten die Aufmerksamkeit der Forscher auf sich gezogen und zur Aufklärung physiologischer Fragen die meiste Anwendung gefunden hat. (cf. Lehre vom Stoffwechsel pag 142.) Die Bedeutung der *Verbrennungswärme* zur indirecten Bestimmung von Bildungs- resp. Reactionswärmen, deren unmittelbare Feststellung aus den Elementen schwierig und unmöglich ist, wurde von *Hess* zuerst bei Bestimmung der Bildungswärme des Kohlenoxydes erkannt und später, namentlich von *Berthelot* und *J. Thomsen*, zur Bestimmung thermochemischer Werthe organischer Verbindungen benutzt. Aus den Gleichungen

$$\mathbf{C} + 2O = CO_2 + 970\ K$$
$$CO + O = CO_2 + 680\ K$$

erhält man durch Subtraction der Verbrennungswärme des Kohlenoxyds von der der Kohle die Bildungswärme des ersteren aus den Elementen

$$\mathbf{C} + O = CO + 290\ K$$

Die hieraus abzuleitende Regel gilt ganz allgemein: Die Bildungswärme einer Substanz ergiebt sich auf indirectem Wege, indem man die Verbrennungswärme der betreffenden Substanz von der Verbrennungswärme der Elemente jener Verbrennungsproducte abzieht, welche bei der Verbrennung der Substanz auftreten.

Der einfachste Repräsentant der Fettsäuren, die Ameisensäure z. B. liefert bei der Verbrennung CO_2 und H_2O. Die Verbrennungswärme der Elemente der ent-

standenen Producte CO_2 und H_2O, also von $H_2 + O$ und $C + 2O$ werden zunächst summirt und davon die Verbrennungswärme der Ameisensäure (gasförmig) abgezogen; hierdurch erhält man die Bildungswärme der Ameisensäure zu 959 *K*; denn es liefern

$$2H + O = H_2O + 683\,K$$
$$C + 2O = CO_2 + 970\,K.$$

Nach der Summirung ist abzuziehen $CH_2O_2 + O = CO_2 + H_2O + 694\,K$; als Rest verbleibt

$$C + 2H + 2O = CH_2O_2 + 959\,K.$$

Die **Reactionswärme** bei einer Aenderung der Energie bestimmt man indirect aus der Verbrennungswärme durch Bildung der Differenz der Verbrennungswärmen der Stoffe vor und nach der Reaction. Ameisensäure liefert beim Erwärmen mit concentrirter Schwefelsäure unter Abspaltung von Wasser Kohlenoxyd.

Verbrennungswärme der Ameisensäure $CH_2O_2 + O = CO_2 + H_2O + 694\,K$
Verbrennungswärme des Kohlenoxyd $CO + O = CO_2 + 680\,K$

Nach Subtraction $CH_2O_2 = CO + H_2O + 14\,K.$

Da man in den Energiegleichungen die Formel der Verbindungen unter Umkehrung des Vorzeichens durch ihre Bildungswärme ersetzen kann, so lässt sich mit Hülfe dieser Substitution bei bekannter Bildungswärme die Reactionswärme ebenfalls berechnen, wobei zu beachten ist, dass freie Elemente = 0 zu setzen sind.

2. **Physiologisch wichtige Wärmetönungen.** Nach den Ermittelungen **Stohmann's** u. A. gestalten sich die **Verbrennungs- und Bildungswärmen der wichtigsten Glieder der Fettsäurereihe** wie folgt:

Molecularformel	Verbrannte Substanz	Verbrennung in *K* ausgedrückt	Bildung in *K* ausgedrückt	Verbrennungswärme von 1 *g* Substanz in cal.
$C_2H_4O_2$	Essigsäure	2 095	1211	—
$C_3H_6O_2$	Propionsäure	3 644	1315	—
$C_4H_8O_2$	Buttersäure	5 185	1427	6330
$C_5H_{10}O_2$	Valeriansäure	6 718	1548	6580
$C_6H_{12}O_2$	Capronsäure	8 257	1661	7125
$C_8H_{16}O_2$	Caprylsäure	11 331	1893	7880
$C_{10}H_{20}O_2$	Caprinsäure	14 412	2150	8463
$C_{12}H_{24}O_2$	Laurinsäure	17 476	2362	8740
$C_{14}H_{28}O_2$	Myristinsäure	20 557	2588	9004
$C_{16}H_{32}O_2$	Palmitinsäure	23 619	2832	9226
$C_{18}H_{36}O_2$	Stearinsäure	26 778	2980	9429

Die Zahlen beziehen sich auf feste Substanz. Um die Verbrennungswärme der Fettsäuren auf den flüssigen Zustand zu reduciren, hat man noch die Schmelzwärme hinzuzufügen. **Stohmann** nimmt als mittlere Schmelzwärme für 1 *g* Fettsäure 48 cal. an, in rationellen Calorien ausgedrückt = m. 0,48 *K*, wo m das Moleculargewicht der Säure ist. In Bezug auf die Bildungswärmen der Säuren stellt sich heraus, dass diese entsprechend dem hoheren Sauerstoffgehalt grösser sind als die der

Alkohole und Aldehyde; die Bindung des Sauerstoffs in organischen Verbindungen entwickelt ganz allgemein erhebliche Wärmemengen.

Von Kohlehydraten untersuchte Stohmann ebenfalls eine grosse Anzahl:

Verbrannte Substanz	Molecularformel	Verbrennung (in K ausgedrückt)	Bildung (in K ausgedrückt)	Verbrennungswärme von 1 g Substanz in cal.	Ueberschuss der molecularen Verbrennungswärme über die Verbrennungswärme der vorhandenen C-Atome; in K
Dextrose	$C_6H_{12}O_6$	6 646	3274	3692	826
Galactose	$C_6H_{12}O_6$	6 586	3334	3659	766
Arabinose	$C_5H_{10}O_5$	5 538	2555	3695	688
Rohrzucker . . .	$C_{12}H_{22}O_{11}$	13 222	5933	3866	1582
Milchzucker crystallisirt . .	$C_{12}H_{22}O_{11} + H_2O$	13 187	5568	3663	1547
Stärke	$C_6H_{10}O_5$	6 679	2357	4123	859
Inulin	$C_6H_{10}O_5$	6 593	2443	4070	773
Cellulose	$C_6H_{10}O_5$	6 717	2319	4146	897

In der letzten Columne vorstehender Tabelle sind die Differenzen angegeben zwischen dem molecularen Verbrennungswerthe der Kohlehydrate und dem Verbrennungswerthe der in dem Molecül enthaltenen C-Atome. So enthält die Dextrose 6 C. Diese für sich verbrannt würden $6 \cdot 970\ K = 5820\ K$ liefern; der Ueberschuss der molecularen Verbrennungswärme beträgt demnach $6646 - 5820 = 826\ K$. Denkt man sich die Kohlehydrate aus Wasser und Kohle entstanden, so würden die in letzter Reihe verzeichneten Wärmemengen dabei aufgenommen werden müssen. Umgekehrt wird bei der Verbrennung der Kohlehydrate im Thierkörper um so viel Wärme mehr frei, als wenn nur der Kohlenstoff als Kohle verbrannt würde.

Für die alkoholische Gährung der Dextrose gilt unter Benutzung der Bildungswärmen die Gleichung:

$$C_6H_{12}O_6 = 2\,C_2H_6O + 2\,CO_2 + 37\ K.$$

Hiervon ist die Lösungswärme der Dextrose abzuziehen und die Lösungswärme von Alkohol und Kohlensäure sind hinzuzufügen, um den bei der Gleichung vorhandenen Verhältnissen zu entsprechen. Die effective Wärmetönung ergiebt sich zu 228 K, wovon auf die Lösungswärme der Kohlensäure etwa 118 K zu rechnen sind. Die hydrolytischen Spaltungen des Rohrzuckers, Milchzuckers und der Stärke bringen Wärmetönungen hervor, welche Naumann für Dextrosebildung aus Stärke zu 170 *K*, für Inversion des Rohrzuckers zu 90 *K*, für Spaltung des Milchzuckers zu 130 *K* veranschlagt.

Einige N-haltige Stoffwechselproducte lieferten nachstehende Werthe:

Verbrannte Substanz	Molecularformel	Verbrennung (in K ausgedrückt)	Bildung (in K ausgedrückt)	Verbrennungswärme von 1 g Substanz in cal.
Harnstoff	CH_4N_2O	1 470	858	2465*)
Harnsäure	$C_5H_4N_4O_3$	4 403	812	2621
Hippursäure	$C_9H_9NO_3$	10 100	—	5642
Glycocoll	$C_2H_5NO_2$	2 290	358	3053
Asparagin	$C_4H_7NO_4$	4 525	2088	3428

Dividirt man mit der Molecülzahl die Verbrennungscalorien, so gewinnt man den Verbrennungswerth, bezogen auf 1 *g* Substanz. Diese empirischen Verbrennungswerthe konnen für solche Stoffe, deren Molecularformel noch unbekannt oder nicht sicher bekannt ist als vorlaufiger Ersatz für die Molecular-Verbrennungswärme benutzt werden.

Es beziehen sich auf 1 *g* Nährsubstanz folgende Angaben:

Stohmann: Verbrannte Substanz	Verbrennungswärme in cal.	Danilewsky**): Verbrannte Substanz	Verbrennungswärme in cal.
Schweinefett	9380	Pflanzenfibrin	6231
Hammelfett	9406	Kleberstoffe	6141
Rinderfett	9357	Legumin	5573
		Pflanzendiastase	4086
Mittel	9381	Hefe	4412
Kammfett vom Pferd . .	9301	Hafer	5107
Nierenfett vom Pferd . .	9387	Mais	5188
Hundefett	9330	Reis	4806
Gansfett	9345	Wiesenheu	4355
Entenfett	9324	Erbsen	4889
Butterfett	9192	Kartoffeln	4234
Leinöl	9323	Weizenmehl	4469
Olivenöl	9400	Buchweizenmehl	4288
Mohnöl	9442		
Rüböl	9554		

*) Nach Rubner 2518.
**) Der angewendeten Methode wegen sind die Zahlen zu hoch und nur als Näherungswerthe zu betrachten.

Stohmann		Danilewsky	
Verbrannte Substanz	Verbrennungswärme in cal.	Verbrannte Substanz	Verbrennungswärme in cal.
Eieralbumin	5579	Peptone	4876
Paraglobulin (Pferd) . .	5637	Peptone (von Drechsel)	4914
Blutfibrin	5511		
Milchcasein	5717		
Mittelwerth fur Eiweiss .	5567		
Fleisch, wasserfrei*) . .	6036		
Fleisch, wasser- und fettfrei	5324		
Roggenbrod, frisch**) . .	2727		
Roggenbrod, wasserfrei .	4421		
Weizenbrod, frisch***) .	2807		
Weizenbrod, wasserfrei .	4302		

Die Verbrennungswärme des Peptons beträgt 16—18 pCt. weniger als die des Eiweiss, was darauf hinzudeuten scheint, dass der Hydratationsprocess der Peptonisirung mit Wärmeentwickelung verbunden sei; in Wirklichkeit verhält es sich aber umgekehrt (cf. S. 32). Durch den Verbrauch an Wärme zur Quellung und Lösung ist diese Erscheinung nicht bedingt, denn nach Rubner tritt beim Quellen des Eiweiss positive Wärmeentwickelung auf.

Lösungswärme. Bei der Lösung von Gasen in Wasser wird fast ausnahmslos Wärme in wechselnden Mengen entwickelt. Die Lösungswärme hängt in hohem Maasse ab von dem Verhältniss zwischen zu lösender Substanz und Wasser, sowie von der Temperatur. — Messende Versuche, besonders mit Rücksicht auf Salze, sind von A. Winkelmann ausgeführt worden. Wird z. B. 1 Atom Kochsalz auf n Atome Wasser bei 0° gelöst, so erfolgt die Wärmeabsorption:

n	Q_0	t	Q_t
n = 10,1	Q_0 = 5,6 K	t = 20,4°	Q_t = 4,7 K
» = 11,2	» = — 6,3 »	» = 18,4°	» = — 5,1 »
» = 12,6	» = — 7,0 »	» = 35,5°	» = — 3,9 »
» = 14,1	» = — 7,9 »	» = 16,8°	» = — 6,2 »
» = 16,2	» = — 8,7 »	» = 17,2°	» = — 6,6 »
» = 19,0	» = — 9,5 »	» = 46,4°	» = — 3,5 »
» = 23,1	» = — 10,7 »	» = 18,6°	» = — 7,9 »
» = 33,4	» = — 11,8 »	» = 47,5°	» = — 3,6 »
» = 40,7	» = — 12,9 »	» = 19,3°	» = — 9,4 »
» = 63,0	» = — 14,2 »	» = 45,6°	» = — 5,1 »
» = 105,2	» = — 15,9 »	» = 43,4°	» = — 5,1 »

*) Mit 17,97 pCt. Fett.
**) 61,86 pCt. Trockensubstanz.
***) 65,25 pCt. Trockensubstanz.

Die Werthe nehmen fast auf das Dreifache zu. Bei steigender Temperatur werden die Zahlen für Losungswärme immer kleiner. In der dritten Reihe finden sich die Temperaturen verzeichnet, bei welchen sich die in vierter Reihe verzeichneten Lösungswärmen ergeben haben. Dieselben sind alle weit kleiner als die für 0° bestimmten. Nimmt man an, was nahe mit der Wirklichkeit übereinstimmen wird, dass die Aenderung proportional der Temperatur erfolge so wurde z. B. für $NaCl + 105{,}2\,H_2O$ bei 63,9° die Losungswärme 0° werden. Für $NaCl + 63{,}0\,H_2O$ würde diese Temperatur, bei welcher die Lösuungswärme = 0 wird, 71,0°, für $NaCl + 19{,}0\,H_2O$ würde sie 73,5° betragen. Sie steigt also mit abnehmender Wassermenge an.

Für manche thermochemische Rechnungen ist die Kenntniss der **Atom- und der Molecularwärme** nothwendig. Man erhält die Atomwärme durch Multiplication der specifischen Wärme mit dem Atomgewicht, analog der Molecularwärme. Die Atomwärme (Wärmecapacität der Atome) ist für die meisten Elemente eine Constante und zwar 6,4. Eine kleinere Atomwärme haben unter anderen C = 1,8, O = 4,0, S = 5,4, Fl = 5,0, P = 5,4. Nach **Joule** und **Kopp** gilt der Satz, dass die Wärmecapacitat einer Verbindung jener der Summe ihrer Bestandtheile gleichkommt. Für H (Atomgewicht 1, Moleculargewicht 2) hat **Regnault** die specifische Warme gleich 3,4 gefunden. Die Atomwärme desselben beträgt daher $1 \cdot 3{,}4$ cal. 0,034 K pro Grad, die Molecularwärme 0,068 K.

3. **Arbeitswerth chemischer Energie.** Während der erste Hauptsatz der mechanischen Wärmetheorie die Mittel an die Hand giebt, die Beziehungen zwischen chemischer und thermischer Energie kennen zu lernen, gewährt der zweite Hauptsatz die Möglichkeit, die Verwerthung der chemischen Energie zu Arbeitsleistungen aller Art festzustellen. Die Bedingungen für die Umwandlung von Wärme in mechanische Arbeit sind dann gegeben, wenn Körper von verschiedener Temperatur sich berühren. Indem der eine sich abkühlt, der andere sich erwarmt, finden Aenderungen der Form oder des Volumens, allgemein raumliche Veränderungen statt, aus welchen sich durch passende Anwendung mechanische Arbeit gewinnen lässt. Darin liegt ein fundamentaler Unterschied gegen mechanische Energie. Wahrend diese theoretisch unbeschränkt in andere Energieformen verwandelbar ist, wie z. B. im Pendel sich rythmisch actuelle Energie in potentielle, und potentielle in actuelle sich umsetzt, ist die Umwandlungsfähigkeit der Wärme eine beschrankte. Selbst diejenige Wärmemenge, welche ein wärmerer Korper abgeben kann, bis er auf die Temperatur seiner Nachbarkörper gelangt, wird nicht vollständig in mechanische Energie übergeführt. **Clausius** bewies dies an dem Beispiel der Kreisprocesse, bei denen die Entropieanderung eines aus den Wärmereservoiren und dem arbeitsvermittelnden Körper bestehenden Systems = 0 war (umkehrbare Prozesse), oder bei denen eine Entropiezunahme des Systems stattfand (natürliche Processe). Da der dem Kreisprocess unterworfene Korper sich in beiden Zuständen genau gleich verhält, so kann man ihn vollständig ausser Acht lassen. Auf diese Vereinfachung ist schon wiederholt hingewiesen worden. Die einzige bleibende Veränderung betrifft in jedem Falle den Zustand der Wärmereservoire, deren Zustandsveränderungen auch unmittelbarer Betrachtung zugänglich sind. Nehmen wir als Wärmereservoir heisses Eisen an und eine kalte Gasmasse unter bestimmten Druck. Senkt man das Eisen in das Gas, so erfährt dieses eine Drucksteigerung und kann demnach durch Ausdehnung Arbeit leisten. Dabei muss aber nothwendig ein Theil der Wärme in das Gas übergehen und dieses erwärmen; am Ende des Vorganges ist ein Theil der vom heissen Eisen zugeführten Wärme in Arbeit verwandelt, ein anderer Theil ist vom wärmeren in den kälteren übergegangen. Dies Verhalten ist ein allgemeines. Wenn man aus Wärme Arbeit gewinnen will, muss stets gleichzeitig Wärme aus

einem wärmeren Körper in einen kälteren übertreten. Die Entropie des Eisens von der Temperatur T_1 durch die Abgabe der Wärme Q an das Gas ist gemindert worden um den Betrag $\frac{Q}{T_1}$, die des Gases von der Temperatur T_2 vermehrt um $\frac{Q}{T_2}$. Der Process kann sich von selbst nicht umgekehrt vollziehen; demnach ist die Entropie des Systems bleibend vermehrt, denn $-\frac{Q}{T_1} + \frac{Q}{T_2} > 0$, weil $T_1 > T_2$. **Chemische Energie besitzt ähnliche Eigenschaften als die thermische.** Für den Fall, dass durch chemische Energie mechanische Arbeit geleistet wird, muss ebenfalls eine Entropiezunahme im System stattfinden, gleichviel, ob sich die chemische Spannkraft durch Vermittelung der Wärme, oder direct, wie im Muskel, in Arbeit umwandelt.

a) **Absolutes und relatives Maximum der Entropie.** Wenn ein materielles System denjenigen Zustand einnimmt, welchem der grösste Werth der Entropie entspricht, welcher unter den gegebenen äussern Bedingungen überhaupt möglich ist; mit andern Worten, wenn die Entropiefunction des Systems ein Maximum darstellt, so befindet es sich im absolut stabilen Gleichgewicht. Solange die äusseren Bedingungen aufrecht erhalten bleiben, kann keine Veränderung mehr eintreten, weil eine solche dem Entropieprincip gemäss nothwendig mit einer Vermehrung der Entropie verbunden sein müsste. Im Allgemeinen kann aber eine Function mehrere relative Maxima besitzen. Das absolute von ihnen entspricht alsdann dem absoluten Gleichgewicht; die übrigen bezeichnen alsdann zwar auch Gleichgewichtszustände, aber weniger stabile, d. h. es kann vorkommen, dass beim Hinzutreten einer minimalen geeigneten Störung, welche als auslösende Kraft dient (Erschütterung, Funke, elektrischer Strom, Nerveneinfluss), der Gleichgewichtszustand dauernd verlassen und ein anderer, stabiler, eingenommen wird, wonach die Rückkehr in den früheren Zustand unmöglich ist. In vielen Fällen lässt sich der Nachweis führen, dass der labile Zustand kein solcher im Sinne der Mechanik ist. Es genügt nicht jede geringste Kraft, um das Gleichgewicht zu stören und den stabilen Zustand herbeizuführen. In labilen Verbindungen befindet sich die Disgregation*) unter einer gewissen Grenze, unter welcher zwar keine Umsetzung von selbst eintreten kann, es genügt aber eine geringe Zufuhr von Energie, um wenigstens bei einem Theil der Molecüle eine Reaction hervorzurufen. Die Energie, welche dabei frei wird, reicht hin, um die Umsetzung auf benachbarte Molecüle zu übertragen und so durch die ganze Masse fortzupflanzen. Hierher sind die Gleichgewichtszustände aller explosionsfähigen Stoffe zu rechnen, resp. jener, welche nach Art explosionsfähiger Substanzen wirken.

b) **Positive und negative Wärmetönung bei chemischen Reactionen.** Aus dem Entropieprincip kann man ferner geradezu folgern, dass chemische Vorgänge auf natürlichem Wege überhaupt nur dann eintreten, wenn durch sie die Gesammtentropie wächst. Daraus erklärt sich, warum die unter starker Wärmeentwickelung verlaufenden chemischen Umsetzungen leicht stattfinden, denn die dabei austretende Wärme bedingt ein entsprechendes Wachsthum der Entropie. Die entgegengesetzten Prozesse erfolgen nicht, weil die Entropie abnehmen würde. Anders ist es, wenn die Wärmetönungen gering sind. Alsdann werden die übrigen Entropieänderungen,

*) Die Disgregation hängt von der Anordnung der molecularen Bestandtheile einer Substanz ab. Clausius definirt dieselbe als den Verwandlungswerth der gerade stattfindenden Anordnung der Bestandtheile eines Körpers. Entropiezunahme durch Schmelzen, Verdampfen, Dissociation, fällt unter diesen Begriff. Im gasförmigen Zustand ist die Disgregation eines Körpers am grössten.

welche den Vorgang begleiten, eine mitbestimmende Rolle spielen. Unter solchen Umständen ereignet es sich in der That, dass Vorgange unter Wärmebindung verlaufen. Bei diesen wird die mit letzterer verknüpfte negative Entropieänderung durch positive, von Zustandsänderungen der Stoffe herrührende Entropievermehrung (durch positive Disgregation) ausgeglichen oder übertroffen. Der Vorgang entspricht dem, welcher stattfindet, wenn Schweiss von der Hautoberfläche verdunstet. Es erfolgt eine Abkühlung der Haut, also eine Entropieverminderung, gleichzeitig aber erfüllt sich die Umgebung mit Wasserdampf, wodurch die Entropie steigt. Der letzte Vorgang ist der Entropieverminderung gleichwerthig oder überlegen.

c Affinität. Die Annäherung an das Entropiemaximum in einem System erfolgt je nach der Beschaffenheit desselben langsamer oder schneller und kann für das Universum erst nach unendlich langer Zeit vollständig sein*). Bei vielen Vorgängen, ausnahmslos bei den chemischen Umsetzungen im Thierkorper ist der erreichbare Endzustand in kurzer Frist hergestellt. Die chemischen Vorgänge dauern nur solange, d. h. ihre Geschwindigkeiten haben nur so lange einen von Null verschiedenen Werth, als die chemischen Kräfte wirken, indem sie ihnen in jedem Augenblicke proportional sind.

Chemische Geschwindigkeit einer Reaction stellt nicht, wie **Ostwald** ganz besonders betont, im Sinne der Mechanik das Verhältniss einer Weglänge zur entsprechenden Zeit dar, sondern das Verhältniss einer umgewandelten Stoffmenge zu der erforderlichen Zeit. Was wir die **chemische Kraft oder Affinität** nennen mussen, ist das Product der wirksamen Mengen mit dem Reactions-, Geschwindigkeits- oder Affinitats-Coefficienten. Während der Dauer der Reaction wächst die Entropie stetig, bis dieselbe im Gleichgewichtszustand den Maximalwerth erreicht. Von diesen Gesichtspunkten aus ergiebt sich eine gewisse Analogie der chemischen Kraft oder Affinität mit dem elektrischen Potential. Grade wie die Potenzialdifferenz oder electromotorische Kraft den elektrischen Strom unter steter Zunahme der Entropie bedingt, so bedingt die Affinität den chemischen Vorgang. Thatsächlich gelang es **Arrhenius**, die Beziehungen zwischen Affinität und Elektricität aufzudecken, indem er zwischen chemischer Reactionsfahigkeit und elektrischem Leitungsvermögen Proportionalität fand. **Die Affinität misst indess nur die Beweglichkeit der Bestandtheile chemischer Individuen, aber nicht deren Energie.** Nichtsdestoweniger gewann auch der Affinitätsbegriff, welcher die chemische Reactionsfähigkeit definirt, durch die Untersuchungen von **Arrhenius** eine gewisse Bedeutung. Derselbe constatirte, dass die Reactionsfähigkeit von Elektrolyten, d. h. der Säuern, Basen und Salze ganz allgemein mit steigender Verdunnnung zunimmt und zwar bei jeder der drei Klassen bis zu einem bestimmten Grenzwerth. Der Grad der electrolytischen Dissociation (m) ändert sich mit der Verdünnung (v) entsprechend der Formel $\frac{m^2}{1 - m} = Kv$. Die Formel enthält eine einzige Constante K, welche von der Natur des Stoffes bestimmt wird und **diese Constante ist das Maass der chemischen Verwandtschaft.** Letztere hat man sich nicht als eine besondere Kraft vorzustellen, welche zwischen den aufeinander einwirkenden Theilchen sich geltend macht, sondern die Reactionsfahigkeit hat man sich im Connex zu denken mit der Zahl der zur Reaction geeigneten, d. h. elektrolytisch dissociirten Ionen, ganz unabhängig davon, worauf diese Ionen im gegebenen Falle wirken können.

*) **A. Secchi** knüpft hieran den Schluss: Wenn die Welt seit unendlich langer Zeit existirte, würden bei dem unaufhorlichen Kraftumsatz sämmtliche Spannkräfte bereits den Zustand des Gleichgewichts erreicht haben. Da letzteres nicht der Fall ist, muss ein zeitlicher Anfang des Universums statuirt werden.

d) Entropieprincip und thierischer Organismus. Da es nach dem Gesagten für die Beurtheilung der Bedingung des Eintritts einer Reaction im Wesentlichen darauf ankommt, in welcher Weise der Werth der Entropie durch sie beeinflusst wird, so ist es wichtig, die Grössen zu kennen, welche die Entropie bestimmen. Der Ausdruck der Entropie eines Systems von mehreren nach veränderlichen Verhältnissen durcheinander gemischten Stoffen, oder was dasselbe ist, die Summe der Entropie der einzelnen Körper hängt von dessen Zustand ab, d. h. von dem Inbegriff der Massen, Dichtigkeiten, Temperaturen und der Anzahl der Molecule aller Körper des Systems. Tritt nun in einem derartigen System eine Veränderung ein, so kann dieselbe nur in einer Zunahme der Entropie bestehen, wobei gleichzeitig eine gewisse Wärmemenge an die Umgebung abgegeben (seltener aus dieser aufgenommen) wird. Bezeichnen wir die Entropie der einzelnen Körper des Systems mit S', S'', $S \ldots S^n$, die der Umgebung mit σ, so wird nach dem Entropieprincip bei Eintritt der Reaction im System die Summe der Entropie aller irgendwie veränderten Körper vergrössert, also $dS + dS' + dS'' + \ldots + dS^n + d\sigma > 0$ oder in anderer Schreibweise: $\Sigma dS + d\sigma > 0$. Durch Weiterentwickelung dieser Grundformel unter Annahme des Eintritts eines Entropiemaximums gelangte M. Planck zu Ausdrücken, welche beliebige, selbst die scheinbar verschiedensten physikalischen und chemischen Zustandsveränderungen gleichmässig umfassen.

Im Grunde genommen stellt der Organismus vom Standpunkt der Thermochemie ebenfalls ein derartiges System dar, dessen Zustandsverändurungen in jedem Augenblicke sich sofort übersehen lassen würden, wenn die nothwendigen Voraussetzungen, Kenntniss der Anzahl der Molecüle etc. gegeben wären.

Sind wir bisher auch nicht entfernt im Stande, die Gleichung für den zweiten Hauptsatz der Wärmetheorie auf den thierischen Gesammtorganismus anzuwenden, so kennen wir doch eine ganze Reihe von physiologisch-chemischen Einzelvorgängen, welche sich als Material zum späteren Aufbau der Entropiegleichung für den Organismus eignen. Trotz der Dürftigkeit unserer diesbezüglichen Kenntnisse, reichen dieselben für manche Bestimmungen aus und gestatten z. B. den Arbeitswerth der im Thierkörper disponiblen chemischen Energie angenähert festzustellen.

C. Thermophysiologie.

Beziehungen zwischen Wärme und Leibessubstanz.

Einfluss der Wärme auf das Leben. Die im Organismus ablaufenden chemischen Umsetzungen bedingen ebenso wie den Zerfall, so auch den Aufbau von Leibessubstanz. Die während des Lebens beständig sich vollziehenden, augenscheinlich überwiegend mit positiver Wärmetönung einhergehenden Reaction würden unter Entropiezunahme der Gewebe zu Temperaturen des thierischen Organismus führen, welche mit den Lebensbedingungen der Zellen unvereinbar sind, wenn nicht der Gesammtkörper in der Lage wäre, durch Entropieverminderung an der Oberfläche die zur Erhaltung des Lebens nothwendige Temperatur herzustellen. Danilewsky berechnet für den Menschen, dass die tägliche Wärmebildung, wenn kein Wärmeverlust möglich wäre, im Stande

sein würde, die Temperatur des Körpers — die Wärmecapacität desselben zu 0,82 angenommen — von 0° bis 60° zu steigern. Um die Innentemperatur bis zur Siedehitze (100° C.) zu erhöhen, konnte eine 41 stündige Wärmeproduction hinreichen; die stündliche Wärmebildung genügt grade zu einer Temperatursteigung des Gesammtkörpers um 2,5° C. Zur vollen Entfaltung der vitalen Eigenschaften des Protoplasma gehört aber ein entsprechendes Temperaturoptimum, welches bei den Kaltblütern weniger scharf begrenzt ist wie bei den Warmblütern. Um auf dieses Optimum einstellen zu können, besitzen die Thiere das Vermögen der Temperaturregulation, das jedoch keineswegs bei allen als gleichartig zu betrachten ist. Den sogenannten Warmblütern kommt die Fähigkeit zu, trotz eines erheblichen Wechsels der Umgebungstemperatur mit auffallender Gleichmässigkeit eine bestimmte Eigentemperatur zu bewahren, wesshalb Bergmann sie als gleichwarme, homoiotherme Thiere bezeichnet. Ihre Wärmeproduction regulirt sich im entgegengesetzten Sinne als die Umgebungstemperatur variirt. Bei den Kaltblütern findet sich eine constante Eigentemperatur nicht; sie wechseln ihre Körpertemperatur innerhalb grosser Breiten mit der Wärme des umgebenden Mediums; daher die Bezeichnung wechselwarme, poikilotherme Thiere. Die Wärmeproduction muss sich deshalb in demselben Sinne als die Umgebungstemperatur ändern.

Atomgewichte der Elementarbestandtheile des Thierkörpers und deren thermische Bedeutung. Wenn man erwägt, einen wie grossen Einfluss die Wärme auf chemische Reactionen ausübt, wird man es erklärlich finden, dass der labile Zustand, der für die lebendige Materie charakteristisch ist, nur innerhalb bestimmter Temperaturgrenzen aufrecht erhalten werden kann, Wärme und Lebensvorgänge bedingen sich gegenseitig. Auf diese Beziehungen lässt die Würdigung der niedrigen Atomgewichte der biogenen Elemente ein interessantes Streiflicht fallen. Bei gleichen Gewichtsmengen Materie schliessen die Molecüle aus leichten Atomen eine grössere Anzahl derselben ein, und die Beweglichkeit der Atome, welche sich in complicirteren Massentheilchen als Lebenserscheinungen äussert, wird hierdurch begünstigt. Wie aus dem früher Gesagten hervorgeht, wird die einer Gasmasse z. B. mitgetheilte Wärme nicht nur zu äusserer Arbeit, zur Ueberwindung äussern Drucks verwendet, sondern pari passu zur Vergrösserung der Schwingungsamplitude der Molecüle und gleichzeitig der mittleren Abstände der Letzteren. Soweit berücksichtigt die mechanische Wärmetheorie die Wärmewirkung. Die Leistungsfähigkeit der Wärme erstreckt sich aber noch weiter. Die das Molecül zusammensetzenden Atome vermögen auch unter dem thermischen Einfluss innerhalb des Molecüls Schwingungen auszuführen wobei zwischen Atombewegung und Molecularbewegung ein bestimmter Zusammenhang besteht. Die kinetische Gastheorie lehrt, dass die Molecüle in der Secunde ausserordentlich häufig zusammenstossen, so z. B. die des Wasserstoffs durchschnittlich 9480 Millionen mal, die des O 4065, die des N 4760, der CO_2 5500

Millionen mal in der Secunde. Hierdurch wird jedes Molecül erschüttert und gleichzeitig die Atombewegung hervorgerufen. Bewegen sich die Molecüle langsam, so fallen die Stösse beim Anprallen schwächer aus, während bei rascher, durch hohere Temperatur bedingter Molecularbewegung die Stärke des Stosses und damit die der Atombewegung zunimmt. Im Allgemeinen wechselt für Gase das Verhältniss der Energie eines Atoms zur Energie des ganzen Moleküls in den Grenzen von 1 : 4 bis 1 : 2. Innerhalb des Molecüls halten sich die Atome durch anziehende Kraft, die Affinitat, aneinander. Wird nun bei steigender Temperatur die Atombewegung in demselben Masse lebhafter, so muss offenbar ein Moment eintreten, wo die Atomenergie stärker auftritt, als die gegenseitige Anziehungskraft: die Atome dissociiren sich. Die Dissociationstemperaturen der einzelnen chemischen Verbindungen sind verschieden. Vom Standpunkt der mechanischen Wärmetheorie lässt sich die Dissociation dem Begriff des Disgregation subsummiren. Bei festen und flüssigen Korpern findet zweifellos ebenfalls wie bei Gasen eine Absorption von Wärme statt durch intramoleculare Disgregation; von der gesammten aufgenommenen Wärme stellt die Disgregationswärme einen um so grössern Theil dar, je grösser die Zahl der Atome. Nach O. E. Meyer beträgt das Verhaltniss zwischen Atom- und Molecularenergie von Substanzen, die aus C, O und H bestehen, 0,3—0,8. Die Elemente mit geringen Atomgewichten bewirken also durch Anhaufung einer grossen Anzahl von Atomen in einem Molecül bei der Absorption von Wärme eine starke Erschutterung, aber eine geringe Temperaturerhöhung des Moleculs. Solche Verhaltnisse begünstigen die fortwährende Beweglichkeit der Atome und die chemische Reactionsfähigkeit der die Zellen zusammensetzenden Molecule ganz wesentlich. Da ferner die specifische Wärme um so grösser, je kleiner das Atomgewicht ist, so enthalten demzufolge bei gleicher Masse und Temperatur die Substanzen von kleinem Atomgewicht mehr Wärmeeinheiten, d. h. einen grössern Energievorrath als solche mit hohem Atomgewicht; es schliessen erstere, wenn man es so ausdrücken will, ein Maximum von Energie in einem Minimum von Masse ein. Ganz besonders gilt dies auch vom Wasser, dessen Bedeutung als Lösungsmittel für die Reactionsfähigkeit des belebten Stoffes in um so hellerem Lichte erscheint. Durch diese Eigenschaften der constituirenden Materie erscheinen die Organismen befähigt, sich unter wechselnden Temperatureinflüssen der Aussenwelt im Wesentlichen unverändert zu erhalten, weil sie für derartige Reize in Folge des hohen Disgregationswerthes ihrer Energie leicht empfänglich, langsam aber ihnen zugänglich sind. Hält eine dem Organismus ungünstige Temperatur längere Zeit an, so kann sich dieselbe dem Organismus nur langsam mittheilen. Der Körper gewinnt alsdann Zeit, die später zu besprechenden regulatorischen Einflüsse wirksam werden zu lassen oder allmählich seine Function auf ein Minimum zu beschränken, wie dies im Winterschlaf der Fall ist (Errara).

Nach den vorgängigen Auseinandersetzungen wird man den Aus-

spruch Pflüger's begreiflich finden die intramoleculare Wärme ist die Ursache der Selbstzersetzung des Plasma, sie ist das Leben der Zelle«. Der Lebensprocess ist die intramoleculare Wärme höchst zersetzbarer und durch Dissociation — wesentlich unter Bildung von Kohlensäure, Wasser und amidartigen Körpern — sich zersetzender, in Zellsubstanz gebildeter Eiweissmolecüle, welche sich fortwährend regeneriren und auch durch Polymerisation wachsen. Auch für den Thierkörper müssen wir die Gültigkeit des Gesetzes anerkennen, dass bei den physiologisch-chemischen Vorgangen überwiegend die mit hoher Energie ausgestatteten Verbindungen in solche von geringerer Energie, deren Entropie zum Theil einem absoluten Maximum entspricht, umgewandelt werden. Wo der Lebensprocess sich energisch vollzieht, wie bei den Warmblütern ist eine hohe Eigentemperatur Voraussetzung, da die Dissociation der Wärme proportional verläuft.

I. Quellen der thierischen Wärme.

1. **Physiologische Verbrennungsprocesse.** Wärme bedingt das Leben und dieses seinerseits wiederum Wärmeentwickelung, ganz analog wie die Kohle, deren Brand durch die Wärme ermoglicht ist, durch den Brand ihrerseits Wärme spendend wirkt. Der Sauerstoff spielt hierbei keine active Rolle. Es regelt die lebendige Zelle die Grösse des Sauerstoffverbrauchs selbstständig, ja, es setzt sogar die physiologische Verbrennung der Zelle nicht blos keinen activen und nur neutralen Sauerstoff voraus, sondern ist auch innerhalb weiter Grenzen vollkommen unabhängig von dem Partiardruck des neutralen Sauerstoffs. Dieses Princip stützt sich auf die von Regnault und Reiset eruirte Thatsache, dass Thiere gleichviel Sauerstoff absorbiren und Kohlensäure abgeben, wenn der Partiardruck des Sauerstoffs, den sie einathmen, geändert wird und den von Finkler erbrachten experimentellen Beweis, dass selbst sehr grosse Blutverluste keine Spur eines Einflusses auf den O-Verbrauch ausüben. Wenn bei anämischen Zuständen die Umsatzfähigkeit sich verringert, so beruht dies auf einer Störung in der Zufuhr von Ernährungsmaterial. Die Concentration des Blutes nimmt ab und der gesammte Blutdruck vermindert ausserdem die Traussudation in den Capillaren. Secundär kann alsdann eine Herabsetzung des O-Verbrauchs inducirt werden. Ebenso wenig belangreich erscheint nach dem Versuche von Finkler und Oertmann der Einfluss der Athembewegung auf den Oxydationsprocess. Man hat wohl früher die Lungen mit Blasebälgen verglichen, die ein Schmiedefeuer zu um so energerischem Brande anfachen, je stärker sie ventilirt werden. Dieser Vergleich kann als zutreffend nicht mehr erachtet werden, seit die genannten Autoren bewiesen, dass künstliche Athmung, selbst Apnoë, weder eine Veränderung des Sauerstoffverbrauchs noch der Kohlensäurebildung zur Folge haben. Am schlagendsten geht die Unabhängigkeit der physiologischen Oxydation vom atmosphärischen Sauerstoff aus einem von Pflüger

an Fröschen ausgeführten Versuch hervor. Diese Thiere sind im Stande, in völlig reinem Stickstoff bei Temperaturen in der Nähe von 0° mehrere Stunden nicht allein lebend zuzubringen, sondern auch Muskelbewegungen auszuführen. Sie fahren dabei fort, CO_2 auszuscheiden. In Uebereinstimmung hiermit steht auch die Thatsache, dass ein Muskel, aus welchem im Vacuum keine Spur von Sauerstoff entweicht, dessen Flüssigkeit also sicher keinen freien O absorbirt enthält, in einem O-freien Gasgemenge oder im Vacuum aufgehängt, eine ebenso lange Reihe gleich kräftiger Zuckungen ausführt, als wenn er sich in atmosphärischer Luft befindet (Fick). Man ist daher zu der Annahme gezwungen, die bei der Muskelarbeit auftretende CO_2 entstehe durch Vermittelung von O, welcher schon präformirt in den durch den auslösenden elektrischen Reiz zur Dissociation gebrachten Substanzen enthalten war. Nebenher bildet sich in Folge der Contraction noch Fleischmilchsäure und vielleicht H_2O. Jene in der lebenden Materie sich vollziehende Zersetzung erfolgt gerade so wie bei explosiven Substanzen nicht blos durch electrische, sondern auch durch thermische und mechanische Reize, d. h. durch Agentien, welche die Molecular- resp. die Atombewegung plötzlich verstärken. Die CO_2-Bildung auf Kosten des intramolecularen Sauerstoff einer C-, H- und O-haltigen Substanz lässt sich ohne Zwang durch den Uebergang derselben aus dem Zustande eines relativen Maximum zu einem absoluten erklären, wobei die Entropiezunahme der umgebenden intacten Molecüle sich als messbare Wärmezunahme der Muskelsubstanz zu erkennen giebt.

Wie bedeutend die hierbei auftretenden Wärmetönungen sein müssen, ergiebt sich aus der Bildungswärme der CO_2, welche bekanntlich 970 K beträgt; aber selbst angenommen, die Vereinigung ginge in der Weise vor sich, dass CO und O sich vereinigen, würden immerhin noch 680 K entstehen. Mit Bezug auf die bei der event. Verbindung von O mit H sich entwickelnden Wärme giebt die Gleichung Aufschluss: $2H + O = H_2O + 684$ K. In allen Fällen würde bei Berechnungen der Wärmebilanz nicht ausser Acht zu lassen sein, dass die thermochemischen Daten für Temperaturen von 18° Geltung haben. Die Umgebungstemperatur, hier die Körpertemperatur, bei welcher die Umsetzungen sich vollziehen, ist für die Wärmetönung keineswegs gleichgültig. Eine von Kirchhoff aus dem Energiesatz abgeleitete Formel, welche diesen Einfluss ausdrückt, lässt sich mit folgenden Worten wiedergeben: Die Wärmetönung bei einer beliebigen Temperatur t'' wird aus der bei der Temperatur t' beobachteten erhalten, wenn man zu derselben das Product aus der Differenz der Molecularwärme der Stoffe vor und nach der Reaction und dem Temperaturunterschiede hinzufügt. So betrüge beispielsweise die Summe der Atomwärme von $2H + O$ $0{,}0680 + 0{,}0348 = 0{,}1028$ K pro Grad, während die von H_2O sich auf 0,18 beläuft. Die Verbindungswärme muss daher um 0,0772 K pro Grad abnehmen; bei 18° würden wir somit anstatt des obigen Werthes $684 - 1{,}5 = 682{,}5$ K einzusetzen haben, eine Correction, welche indess wegen der Unsicherheit der Rechnungsmethode bei Aufstellung der Wärmebilanz vernachlässigt werden kann. Den Uebergang aus labiler in stabile Bindung bei der Vereinigung des Sauerstoff mit dem Kohlenstoff kann man sich ähnlich vorstellen, wie die analogen Umsetzungen explosiver Substanzen während der Explosion.

Moleculare Zustandsänderung und mechanische Arbeit.

Da die intramoleculare verstärkte Schwingung die Anziehung verändert, indem Atome mit einander in Beziehung kommen, die sonst nicht auf einander gewirkt hatten, so begreift man die Entstehung mächtiger Zugkräfte durch die Attraction der Atome. Liegen solche sich anziehende Theile in geordneten Reihen und entsteht auf der ganzen Reihe in demselben Mo mentdie Anziehung, so kann dadurch, wie bei der Muskelzuckung, bedeutende mechanische Arbeit geleistet werden. Die durch einen einzigen auslösenden Reiz erzeugte mechanische Energie verschwindet ausserordentlich rasch, weil der Zug in dem Momente erlöschen muss, wo die Kohle- und Sauerstoffatome ihren Zusammenhang mit dem contractilen Molecul aufgegeben haben. Wenn wir uns somit an der Hand der scharfsinnigen Deductionen Pflüger's klar gemacht haben, wie die Kohlensäure und das Wasser in aller lebendigen Materie fortwährend durch Dissociation abtreten — denn was für den Muskel gilt, das bezieht sich, mit Ausnahme der Entstehung mechanischer Energie, auf sämmtliche Gewebe, von denen kein einziges C, H und O entbehrt — so ergiebt sich, dass dieser Process nur unter Zurücklassung freier Affinitäten denkbar ist. Die Kohlensäure kann als geschlossenes Molecül niemals in einem andern enthalten sein, sondern nur bei einer Zersetzung entstehen, wobei die Affinitäten, welche den abtretenden Kohlenstoff resp. Wasserstoff und Sauerstoff vorher sättigte, nunmehr frei geworden sind. Je zahlreicher aber die durch Dissociation sich bildenden CO_2-Molecüle, um so zahlreicher sind auch die in der Zeiteinheit in der Zelle entstehenden freien Verwandtschaften.

Mass der Verbrennung. Die meisten dieser frei werdenden Affinitäten sind es nun, welche das disponible freie Sauerstoffmolecül aufnehmen und in feste Verbindungen überführen. In diesem Umstande haben wir die Ursache zu suchen für das Bedürfniss zur Aufnahme von neuem Sauerstoff. Die Verminderung des O-Gehaltes des Blutes wirkt als stets sich erneuernder Reiz auf das Respirationscentrum; je stärker der O-Verbrauch bei Muskelanstrengung z. B., desto intensiver die Athmung, und in diesem Sinne gewährt der O-Verbrauch einen Massstab für die stattfindenden Oxydationen. Bei einem Kaninchen bewirken nach Elimination des Einflusses der die Temperatur regulirenden Nerven 38,0 *ccm* Sauerstoff pro Kilo und Stunde eine Steigerung der Körpertemperatur um 1° C. Die CO_2-Abgabe kann nur bedingungsweise zu dem gleichen Zweck nutzbar gemacht werden. Eine gleichzeitige Beobachtung der O-Aufnahme und CO_2-Abgabe hat gelehrt, dass Letztere, ja auch die CO_2-Bildung allein, durch den Hungerzustand um 30 pCt. abnehmen kann, ohne dass daraus eine Verminderung der auf die Gewichtseinheit des Thieres und auf die Zeiteinheit bezogenen Oxydationsgrösse und der Wärmeerzeugung geschlossen werden dürfte. Demnach giebt die CO_2-Abgabe allein nur dann einen Anhaltspunkt für die Beurtheilung der Wärmebildung, wenn zugleich durch Bestimmung des respiratorischen Quotienten der Ernährungszustand festgestellt ist. Für

die Betrachtungen der Beziehungen zwischen Temperatur und Oxydation hat man ganz besonders ins Auge zu fassen, das ein und derselbe bestimmte Temperaturwerth des Körpers mit ausserordentlich verschiedenen Werthen der Wärmeproduction verbunden sein kann, in steter Abhängigkeit von der Wärmeregulation. Nur nach Ausschaltung der regulirenden Einflüsse lässt sich Proportionalität zwischen Körpertemperatur und Oxydation annehmen. Für die Grösse der durch Oxydation gebildeten Wärmequantität ist es vollständig irrelevant, ob die Verbrennung langsam oder schnell erfolgt. Die Lebhaftigkeit des Stoffwechsels hat demnach nur auf die Schnelligkeit, niemals aber auf die absolute Menge der Wärmebildung eine bedingende Einwirkung. Obwohl die Grösse der Oxydationsprocesse nach dem Mitgetheilten von dem Partiardruck des Athmungssauerstoffs innerhalb weiter Grenzen unabhängig ist, giebt es selbstverständig für den Warmblüter gewisse Punkte, bei welchen eine erkennbare Aenderung eintritt. Kempner fand für Kaninchen und den Hund eine untere Grenze, welche den O-Verbrauch beträchtlich herabsetzte bei einem O-Gehalt der geathmeten Luft von 13—17 Vol.-pCt. Andererseits giebt es nach den Untersuchungen von P. Bert eine obere Grenze der Sauerstoff-Dichte, jenseits deren das Sauerstoffgas giftige Eigenschaften für den thierischen Organismus gewinnt. Diese Giftigkeit äussert sich jedoch nicht in vermehrter, sondern in verminderter Oxydation und tritt bei einer O-Spannung von 3 Atmosphären, also bei einer Spannung der Luft von 15 Atmosphären ein.

Oxydation von S-, P- und Ca-haltigem Material. Die Oxydation, die hervorragendste Quelle der thierischen Wärme, erstreckt sich nicht allein auf die Elemente C und H, sondern auch auf sogenannte anorganische Elementarbestandtheile in organischer oder anorganischer Bindung. Ganz sicher gilt das für den Schwefel des Eiweissmolecüls, rührt doch die gesammte Schwefelsäure des Harns hungernder Thiere von dem zersetzten Körpereiweiss her, bei Fleischkost ausserdem noch, mitunter ausschliesslich, vom Eiweiss des zugeführten Fleisches. Welche Vorgänge bei der zuletzt erwähnten Eventualität in Frage kommen, kann erst bei der Discussion der Wärmeentwickelung durch die im thierischen Körper stattfindenden Synthesen berührt werden. Die erwähnten Processe müssen zu gewaltigen, vielfach unterschätzten positiven Wärmetönungen führen, wie aus den Ermittelungen Thomsen's hervorgeht. Die von Ostwald umgeformten Gleichungen lauten:

$S + 3\,O = SO_3 + 1033\,K$ Bildungswärme des Anhydrids,

$SO_3 + Aq.$*) $= H_2SO_4 \cdot Aq. + 392\,K$ Lösungswärme im Wasser,

$S + 3\,O + Aq. = H_2SO_4 \cdot Aq. + 1425\,K$ Bildungswärme der verdünnten Säure.

Gänzlich belanglos ist es natürlich für die Wärmeentwickelung, ob diese Umwandlung direct oder durch Vermittelung intermediärer Producte vor sich geht; für etwaige unzersetzt ausgeschiedene synthetische

*) Aq. = Lösungswasser.

Verbindungen würde selbstredend eine aufgetretene negative Tönung mit berücksichtigt werden müssen.

Zur näheren Beurtheilung der Bildungswarme der wasserigen Phosphorsäurelösung würde es zu wissen nöthig sein, ob den intramolecularen Phosphoratomen die Eigenschaften des gelben oder des rothen Phosphors zukommen, da der Erstere mehr Wärme liefert als die allotrope Modification. Für den gelben besteht die Gleichung:

$$2P + 5\,O + Aq. = H_3PO_4 \cdot Aq. + 2 \cdot 2030\ K;$$

für den rothen:

$$2P + 5\,O + Aq. = H_3PO_4 \cdot Aq. + 2 \cdot 1889\ K.$$

Bemerkenswerther Weise bildet sich bei der Losung des Phosphorsäurenanhydrids in Wasser unter Entwickelung von 356 *K.* vorzugsweise Metaphosphorsäure, ein integrirender Bestandtheil der Nucleine. Obwohl über die Stoffwechselvorgänge der nicht gerade allzureichlich mit Phosphor ausgestatteten Nervensusstanz — Voit schätzt die Phosphorsäure in der Nervenmasse des Menschen auf 12 *g*, in den Muskeln auf 130 und in den Knochen über 1400 *g* — nichts Sicheres bekannt ist, mit Ausnahme der von Gscheidlen nachgewiesenen Milchsäurebildung, darf man dennoch aus den Mittheilungen einiger Beobachter auf einen Zusammenhang zwischen psychischer Thätigkeit und Oxydationsvorgängen P-haltiger Bestandtheile der Nervensubstanz schliessen. J. Davy constatirte in Folge angestrengter geistiger Arbeit eine Temperaturzunahme um 0,3°, Lombard am Stirnbein um 0,5°. Nach Mairet hat zwar geistige Anstrengung eine Herabsetzung des Gesammstoffwechsels zur Folge, trotzdem macht sich eine Vermehrung der Erdphosphate im Harn bemerkbar. Auch Bokay sah nach längerer electrischer Reizung des Centralnervensystems beim Hund neben auffallendem Sinken des Harnstoffes eine Zunahme im Phosphorgehalt des Harns. — Muskelthätigkeit eines hungernden Hundes bewirkt ein Ansteigen des Gehaltes an Alkaliphosphat im venösen Blute um 0,057 *g* auf 1000 *ccm* dem arteriellen gegenüber, unter Erhöhung der Gesammtphosphorsaure-Ausscheidung im Harn bei gleichzeitiger Abnahme der Erdphosphate. Wird in erheblicher Menge Knochensubstanz in den Zerfall gezogen, wie dies im Hunger einzutreten scheint, dann findet sowohl eine relativ grössere Phosphorausscheidung durch den Harn statt, (Bischoff) als auch von Kalk (Senator).

Das Einschmelzen des festen apatitartigen in den Knochen abgelagerten Calciumphosphatcarbonats $3[Ca_3(PO_4)_2]\ CaCO_3$, das nicht nur im Hunger, sondern auch im höheren Alter bei einigen Knochenkrankheiten vor sich geht, kann nur eine negative Wärmetönung erzeugen, während von der Synthese bei der Ablagerung im Knochen das Umgekehrte gilt.

2. **Wärmetönungen fermentativer Processe.** Aehnlichen, mit negativer Tönung einhergehenden Erscheinungen begegnen wir in der Wirkung der im Thierkörper vertretenen Fermente, welche fast durch-

gängig in hydrolytischen Spaltungen gipfeln. Die nackte chemische Reaction zwar, durch welche auch bei fermentativen Umsetzungen die Atome sich zu Ruhelagen von grösserer Stabilität zusammenfügen, führt ausnahmslos, wie schon auf S. 18 angedeutet, zu positiver Wärmetönung. Sicher nachgewiesen ist dies von der Umwandlung des Rohrzuckers in Invertzucker, welchen Vorgang Kunkel von einer mässigen Wärmeentwicklung begleitet fand. Naumann berechnet aus der Verbrennungswärme der einzelnen Factoren die Gleichung:

$$C_{12}H_{22}O_{11} + H_2O = C_6H_{12}O_6 + C_6H_{12}O_6 + 90\,K.$$

Die hieraus ersichtliche Reactionswärme ist um die Lösungswärme der Dextrose und Lävulose zu vermehren und um die des Rohrzuckers zu vermindern. Berthelot fand für Rohrzucker $-8\,K$, für Traubenzucker $-23\,K$ Lösungswarme, und jene der Lävulose dürfte sich etwas niedriger stellen als die des Traubenzuckers, so dass praeter propter $+50\,K$ resuliren würden. Die nackte chemische Reaction bei Spaltung des Milchzuckers in Dextrose und Gelactose bewerthet Naumann auf 130 *K*, bei Umwandlung der Maltose in Dextrose auf 60 *K*. Desgleichen ist die Ueberführung von Inulin und der Arabinsaure in Lävulose resp. Arabinose von einer Wärmeentbindung begleitet.

Wollte man diese Vorgänge auf gelöste Substanzen beziehen, so würde die Art der Warmeentwickelung dadurch kaum geändert werden, da die stets geringen Lösungswarmen sich zu einer unbedeutenden Differenz gegenseitig compensiren. Anders dagegen, wenn die ungleich grösseren negativen Lösungswarmen colloider Körper in Rechnung zu bringen sind; alsdann kann die Gesammtsumme der Warmetonung eine negative werden. In der That ermittelte Maly, dass bei der, bei Körpertemperatur ablaufenden Verdauung von Fibrin und Eiweiss durch Pepsin und bei der von Stärke durch diastatische Fermente ein so bedeutender Wärmeverbrauch eintritt, dass derselbe schon durch einfache calorimetrische Mittel unzweideutig angezeigt wird. Die Verdauung von 28 *g* feuchten Fibrins mit 0,0 *g* Trockensubstanz vermag im Minimum 1 *kg* Wasser um 0,72°, die von 9 *g* Stärke 1 *kg* Wasser um 0.45° abzukühlen. Von dieser Regel machen die innerhalb des Körpers ablaufenden Verdauungsprocesse keine Ausnahme. von Vintschgau und Dietl gaben einem Magenfistelhund, nachdem derselbe die Nacht uber gefastet hatte und der Magen von der Fistelöffnung her von Schleim gereinigt worden war, auf Körpertemperatar erwärmte Nahrungsmittel, (Leberwürste und Brotkrume) und beobachteten am ruhig gehaltenen Thiere mit in die Fistel eingesenktem Thermometer den Gang der Temperatur. Die Temperatur des Chymus war 2 bis 3 Stunden nach der Mahlzeit um 0,2—0,6° heruntergegangen. Mitunter theilt sich die Temperaturerniedrigung dem Gesammtkörper mit. In einer zweiten Versuchsweise haben von Vintschgau und Dietl auch die Temperatur im Rectum des verdauenden Hundes gemessen und gefunden, dass sich dort ziemlich derselbe Gang der Temperatur wie

im Magen zeigt, d. h. in den ersten Stunden nach der Mahlzeit eine Erniedrigung eintritt. Für die Mundhöhle konstatirte J. Davy, für das Duodenum W. Braune Erniedrigung der Temperatur nach Nahrungsaufnahme, so dass für den ganzen Verdauungstractus zu Anfang der Verdauung eine solche zu bestehen scheint. Manche Personen empfinden während der Verdauung leichten Frost und es liegt die Vermuthung nahe, dass die Entropie-Verminderung der Gewebe durch andere gleich zu erwähnende Vorgänge nicht übercompensirt wird wie bei jenen Personen, bei welchen diese subjective Reaction nicht eintritt. J. Davy stellte durch Selbstversuche einen 2,5 Stunden nach der Mahlzeit eintretenden Temperaturabfall von 37,05° auf 36,5° fest. Die Mehrzahl der Beobachtungen an Thieren deutet nichtsdestoweniger auf eine Temperaturzunahme nach der Fütterung hin, welche Steigerung einige Zehntel bis 1° C. betragen kann. Ein Meerschweinchen, welches hungernd eine Temperatur von 38,5° zeigte, nahm, als ihm Finkler Nahrungsaufnahme ad libitum gestattete, eine Körpertemperatur von 40° an. Nach Rodsajewski stellt sich in Anschluss an den anfänglichen Temperaturabfall wenigstens im Magen und Rectum nicht nur der ursprüngliche Wärmegrad wieder her, sondern übersteigt sogar die ehemalige Höhe.

3. **Einfluss der Peristaltik auf die Wärmebildung.** Finkler bezieht die Vermehrung der Korperwärme im Verdauungsstadium auf Assimilations-Vorgänge, Zuntz und Mering die nach Nahrungsingestion nachweisbar vorhandene Steigerung des O-Verbrauchs auf die gesteigerte Thätigkeit des Darmkanals und seiner drüsigen Annexe. Sie schliessen dies daraus, dass Stoffe, welche unverändert den Thierkörper (hungerndes Kaninchen) passiren, aber Peristaltik und Secretion anregen, per os applicirt, den Sauerstoffverbrauch wesentlich steigern, bevor bei der meist nur 15 Minuten betragenden Versuchsdauer eine nennenswerthe Resorption eingetreten sein konnte. 3 *g* Natriumsulfat erhöhen den O-Verbrauch eines Kaninchen für eine Reihe von Stunden um 10 bis 15 pCt.; Mannit, welcher unverändert den Organismus passirt, aber die Peristaltik verstarkt und leicht abführend wirkt, übt einen grösseren Effect aus, wie der leicht oxydirbare Traubenzucker. 3 *g* Mannit erhöhen den O-Verbrauch um 16 pCt., Traubenzucker um 7,2 pCt. Der respiratorische Quotient ändert sich durch Anregung der Darmthätigkeit ebensowenig, wie dies nach andern Untersuchungen durch Muskelarbeit, Einwirkung von Kälte und fieberhaften Zuständen geschieht. Im Einklang mit dieser Anschauung von der gesteigerten Darmthätigkeit mit erhöhter Wärmebildung steht auch eine von Kronecker und B. Meyer mittelst kleiner Maximumthermometer gemachte Beobachtung an hungernden Hunden, deren Magentemperatur allein schon durch Vorhalten von Speck eine Steigerung erfuhr.

4. **Verhalten resorbirter Nährstoffe im Allgemeinen.** Wie verhält sich aber der Zucker im Blut nach eingetretener Resorption? In Berührung mit Blut von Körpertemperatur ausserhalb des Organismus findet nach der Erfahrung von Hoppe-Seyler weder eine

wesentliche Abnahme von O, noch Zunahme der CO_2-Bildung statt. Passirt das mit Zucker versetzte Blut lebensfähige Gewebe, dann tritt eine Oxydation ein; gleichviel ob es sich um überlebende, frisch dem Thierkörper entnommene Organe handelt (Niere, Muskel) oder wie bei intravenöser Injection um gänzlich intactes Gewebe des lebenden Thieres. Diese Oxydation, welche sich demnach zweifellos durch Vermittelung der Energie der lebendigen Zelle nach Art der Contactwirkungen vollzieht, soweit durch directen Uebergang in den Harn kein Ausfall herbeigeführt wird, geht aber keineswegs mit irgendwie nennenswerther Erhöhung des O-Verbrauchs einher, trotzdem eine Vermehrung der CO_2-Ausscheidung durch die Näherung des respiratorischen Quotienten an die Einheit dargethan wird. Die Arbeit der Assimilirung durch Aufspeicherung als Glycogen oder Fettbildung unter Mitwirkung des Kohlenhydrats würde dagegen O-Verbrauch bedingen, weil es sich hierbei um Condensationen und wohl auch um Sättigung freier chemischer Affinitäten handelt. In den Versuchen von Zuntz und Mering zeigte sich die Wirkung der Resorption bei einer Ausdehnung des Versuchs auf 30 Minuten, in der Aenderung des respiratorischen Quotienten von 0,77 auf 1,02. Durchaus ähnlich wie Traubenzucker verhalten sich nach denselben Untersuchern milchsaures und buttersaures Natron, Rohrzucker, Eiereiweiss, reines Pepton und Dextrin (α-Achroodextrin*).

Blutserum, käufliches Pepton, auch Blut (Albertoni) transfundirt ergiebt eine Steigerung der Sauerstoff-Aufnahme unter Vermehrung der CO_2-Abscheidung, (im letzteren Falle bei unveranderter N-Ausfuhr) ein Verhalten, das auf Zunahme der Darmthatigkeit hindeutet, abgesehen von anderweitigen uncontrolirbaren Veränderungen (Hämoglobinurie nach Dextrin-Injection, Wolfers — Vergiftungssymptome nach Pepton-Injection — Schmidt-Mühlheim). Aus alledem ersehen wir, dass mit der Natur der verbrennenden Stoffe der respiratorische Quotient sich verschieden verhält. Wie Regnault und Reiset nachgewiesen haben, kann man den Werth des respiratorischen Quotienten aus der chemischen Natur des verdaulichen Theiles der Nahrungsmittel berechnen. Umgekehrt gestattet der respiratorische Quotient die Möglichkeit, zu untersuchen, ob nach Einführung eines Stoffes in das Blut, direct oder durch Resorption vom Magen her dieser der Verbrennung unterliegt oder organisirte Substanz. Im letzteren Falle bleibt im Allgemeinen der Quotient ungeändert. Aus dem Verhalten des Organismus in den soeben angeführten Versuchen lässt sich folgern, dass der O-Verbrauch, das Maass für die Oxydation der thierischen Zelle, von dem jeweiligem Vor-

*) Musculus und Gruber unterscheiden verschiedene Achroodextrine, welche sie vorläufig durch die Buchstaben α, β, γ trennen. Polarisation und Reductionsvermögen betragen nach Bimmermann für α – Achroodextrin : $\alpha] = + 210$, R = 12 (100 Theile reduciren wie 12 Theile Glycose), für β – Achroodextrin $\alpha] = + 190$, R = 12, für γ – Achroodextrin $\alpha] = 150$, R = 18. Diastatisches Ferment giebt mit α leicht, mit β schwer, mit γ keinen gährungsfähigen Zucker. Die γ-Modification nennt Seegen Dystropodextrin.

rath des Blutes an oxydirbarem Material unabhängig ist. Die Werthzunahme des respiratorischen Quotienten beweist, gleichmässige Athmung vorausgesetzt, dass die Oxydation der in das Blut übergegangenen Nährstoffe das organisirte Material vor der Verbrennung schützt, also sparend wirkt und sich auf diese Weise an Stelle der Organsubstanzen an der Wärmeproduction betheiligt.

Ein Beispiel möge den Modus der Berechnung erläutern. Nehmen wir an, es handle sich um Ermittelung des Einflusses, welchen Glycerin auf den Gas- resp. Stoffwechsel ausübt, so würde unter der Voraussetzung vollständiger Oxydation des Glycerins dieser Vorgang ausgedrückt werden durch die Gleichung: $C_3H_5(OH)_3 + 7O = 3CO_2 + 4H_2O$. Ein Molecül Glycerin braucht demnach zu vollständiger Oxydation 7 Atomvolume O, wofür entstehen 3 Molecularvolume CO_2, entsprechend 6 Atomvolumina; das Verhältniss des verbrauchten O und der ausgeschiedenen CO_2, der respiratorische Quotient $\frac{CO_2}{O}$ müsste sich, wenn das Glycerin in einigermassen erheblichem Umfange oxydirt würde, dem Verhältniss $\frac{6}{7} = 0{,}857$ nähern. Dies ist aber nach Versuchen von J. Munk nur in sehr beschränktem Maasse der Fall.

Die Ergebnisse der Temperaturmessungen von Zuntz und Mering machen nach Ingestion von Natriumsulfat, Natriumlactat und Zucker ein Ansteigen der Körperwärme um 0,05–0,2°, nach Ingestion von Peptonen ein Sinken um 0,05—0,3° ersichtlich. Die Temperaturen nach intravenöser Injection sind einige Centi- bis Decigrade bald positiv, bald negativ different, so dass auf eine eindeutige Wärmetönung nicht geschlossen werden kann, obwohl es den Versuchen Wolfers zu Folge den Anschein hat, als ob eine geringe Temperatursteigerung eingetreten sei.

5. **Wärmebildung seitens anorganischer Substanzen.** Die Bildungswärme von Salzen durch Vereinigung von Säuren und Basen in wässriger Lösung (Neutralisationswärme) kommt wohl im Organismus nur in wenigen Fällen rein zur Geltung. Die zwischen Säuren und Basen wirkende Verwandtschaft, numerisch darstellbar als Product zweier specifischer Affinitätscoefficienten, von denen einer der Säure, der andere der Basis angehört (relative Affinitäten, Ostwald) drückt sich auch in der bei der Vereinigung auftretenden Wärmetönung bis zu einem gewissen Grade aus. Diejenigen Säuren und Basen, welche bei gegenseitiger Neutralisation die höchste Wärmeentwickelung veranlassen, bezeichnet man als starke Säuren und starke Basen und bemisst den Grad der Stärke von Säuren nach der relativen Grösse der Wärmeentbindung mit starken Basen, sowie den Grad der Stärke von Basen nach der relativen Wärmeentbindung mit starken Säuren. Die in geeigneten Wassermengen gelösten starken Säuren und starken Basen bilden bei der Vereinigung gleicher Aequivalente neutrale, beständige Salze unter Entbindung einer für die verschiedenen Säuren und Basen nahezu gleichen Wärmemenge. So erhielt Thomsen aus den Lösungen $NaOH + 100H_2O$ und $HCl + 100H_2O$ bei der Bildung von NaCl eine Wärmeentwickelung von 137 K, welcher Werth, mit Ausnahme der Metaphosphorsäure (144 K) und der Schwefelsäure (2 · 157 K),

durchschnittlich für die sogenannten Neutralsalze gilt. Die Wärmetönung ändert sich kaum durch weiteren Zusatz von Wasser oder einer mit der vorhandenen identischen oder von ihr verschiedenen Base (Thermoneutralität). Zu diesen durch Wasser nicht zersetzbaren Salzen gehören die Chloride, Nitrate und neutralen Sulfate der fixen Alkalien, ebenso deren Glycocollate. — Zum Unterschiede hiervon bilden die schwachen Säuren selbst mit den starken Basen durch Wasser zersetzbare Salze, deren Neutralisationswarme einigermassen proportional der Säuremenge steigt, bis äquivalente Mengen auf einander wirken, und sich eventuell auch noch bei einem Ueberschuss von Säure langsam erhöht, wie Thomsen dies für Kohlensäure z. B. fand.

Für die Wirkung von CO_2 in wässeriger Losung bezogen, auf 2 NaOH · Aq gelten die Tönungen:

$\frac{1}{2}$ CO_2 103,0 *K*
1 CO_2 201,8 *K*
2 CO_2 220,3 *K*.

Die Zersetzung der Salze nimmt zu mit der Wassermenge und ab mit der Menge überschüssiger Base oder Saure. Solche Verhältnisse zeigen sich ausserdem an den Alkaliverbindungen des Schwefelwasserstoffs, der Carbolsäure und der niederen Fettsäuren (Essigsäure, Buttersäure, Valeriansäure etc., Oxalsäure, Bernsteinsäure, Aepfelsäure etc.), welche letztere sozusagen den Uebergang zwischen schwachen und starken Säuren bilden. Die einbasischen Fettsauren ergaben fur die ersten Glieder der Säurereihe die Neutralisationswärme 134 *K*, während die höheren Fettsäuren merklich grössere thermische Werthe aufweisen als die niederen.

Die zweibasischen organischen Säuren verhalten sich meist ähnlich wie die Kohlensäure; manche von ihnen zeigen aber bei der Bildung saurer Salze eine eigenartige Erscheinung.

Die Anwesenheit zwei- und mehrbasischer Säuren im Thierkörper bedingt unter Umständen das Auftreten saurer Salze, um nur an eins der bekanntesten zu erinnern, des sauren, harnsauren Natrons. Die Bildung der sauren Salze vollzieht sich vorzugsweise dann, wenn zu dem gelosten Neutralsalz ein Ueberschuss von Säure hinzutritt. Einige dieser Säuren folgen nicht dem Verhalten der Kohlensäure, deren saure Carbonate sich unter positiver Wärmetönung bilden; es lässt sich vielmehr eine Abweichung insofern erkennen, als negative Tönungen nachweislich vorkommen. Setzt man z. B. zu 2 Aequivalenten Natron wachsende Mengen Schwefelsäure, so steigt die Wärmeentwickelung proportional an, bis das neutrale Salz gebildet ist. Bei weiterem Zusatz der Säure wirkt diese auf das Salz aber unter Warmeabsorption ein, und zwar ergiebt sich, soviel Säure man auch zusetzen mag, immer wieder eine solche, bis ein weiterer Nachweis der Wirkung durch die Fehlergrenzen der Methode unmöglich wird. Es findet hier ein Vorgang statt, bei welchem trotz der nachgewiesenermaasssen neu entstandenen Verbindung des Neutralsalzes mit der Säure — also bei einem ausschliesslich chemischen Process, keineswegs veranlasst durch Losung oder dergl. — Energie verbraucht, nicht wie gewöhnlich entbunden wird. Hieraus geht deutlich hervor, dass beim Conflict der chemischen Verwandtschaftskräfte die eintretende Reaction nicht durch den Sinn der Energieänderung zu bestimmen ist, ein neuer, eclatanter Beweis für die Verschiedenheit von Energie und Affinität. Die vorliegende Reaction hat man durch einen bei Trennung der Schwefelsäure vom Wasser nothwendigen Energieverbrauch zu erklären versucht, welcher grosser sei, als durch Verbindung der Säure mit dem neutralen Sulfat frei werde. Diese Erklärung lässt sich nicht verallgemeinern.

Oxalsäure, welche dieselbe Erscheinung in etwas geringerem Grade zeigt, entwickelt bei ihrer Trennung vom Wasser Wärme, so dass für diesen Fall die mit der Bildung sauren Oxalats verbundene negative Tonung eine zur Zeit ungelöste Frage bleibt und noch dadurch verwickelter wird, dass die der Oxalsäure homologe Bernsteinsäure ein umgekehrtes Verhalten zeigt: ihr saures Salz bildet sich unter Wärmeentwickelung. Bei der Apfelsäure ist die Wirkung zwischem dem Neutralsatz und der freien Säure von keiner merklichen Wärmetönung begleitet, bei der Weinsäure findet dagegen wieder eine Wärmeabsorption statt. Ueber das Verhalten der Harnsäure in dieser Beziehung ist bisher nichts bekannt. Von den mehrbasischen Säuren ist die Phosphorsäure zu erwähnen, welche bei steigendem Zusatz zu einer Basis bis zur Bildung von Monophosphat progressive Warmemengen frei giebt, während ein weiterer Zusatz von Säure deutliche Wärmeabsorption veranlasst. Die in das Blut gelangenden sauren Salze oder etwaigen Säuren, zu denen auch freie Kohlensäure gehört, soweit sie nicht mit Alkalien der Lymphe schon vorher in Berührung gekommen ist, können nur zur Bildung von neutralen resp. neuen sauren Salzen führen, welche Vorgänge zu vergleichen sind mit der Zuführung von Alkalimengen, die bis zu einem Ueberschuss ansteigend auf ein gegebenes Quantum Säure wirken. Auch in diesem Falle kommt es zu Wärmetonungen, welche um so bedeutender sind, je mehr Aequivalente der Base auf die Saure einwirken. Mit einem Molecül gelöster Phosphorsäure giebt ein Molecül gelöstes Natriumhydroxyd 148 *K*, zwei Molecüle Alkali 271 *K*, drei Molecüle unter Bildung des neutralen, tertiären Phosphats 340 *K*.

Endlich kommen noch die gegenseitigen Umsetzungen der einzelnen in den Korperflüssigkeiten gelösten Salze in Betracht. Für diese gilt die Regel, bei vollständigem Austausch der Componenten der Salze untereinander, wie z. B. vom primären Kaliumphosphat und Natriumchlorid, ist die Wärmeentwickelung gleich der gesammten Differenz der mittelst Permutation der Einzelbestandtheile gebildeten Unterschiede der Neutralisationswärme aller an der Reaction betheiligten Substanzen. Es sei im obigen Beispiel der Unterschied der Neutrasilationswärme des Kali (b) bei der Vereinigung mit Phosphorsäure (s) einerseits und Chlor (σ) andrerseits gleich $K^{b}{}_{s} - K^{b}{}_{\sigma}$, ferner der Unterschied bezüglich der Neutralisationswärme des Natron (β) mit denselben Säuren $K^{\beta}{}_{s} - K^{\beta}{}_{\sigma}$, so entspricht die Tönung der Gesammtdifferenz $(K^{b}{}_{s} - K^{b}{}_{\sigma}) - (K^{\beta}{}_{s} - K^{\beta}{}_{\sigma})$. Eine partielle Umsetzung erzeugt immer nur einen entsprechenden Bruchtheil der durch totale Wechselwirkung herbeigeführten Wärmeentwicklung, welche positiven, negativen oder auch gar keinen messbaren Werth besitzen kann.

6. **Synthetische Processe.** Eine besondere Betrachtung verdienen die wichtigen synthetischen Vorgänge, deren Bedeutung für die Oekonomie des Thierkorpers erst neuerdings wieder von Pflüger in hervorgehoben worden sind. Unsere Betrachtungen über die Rolle des Sauerstoffs bei der Oxydation erstreckten sich bisher nur auf die Betheiligung des Kohlenstoffs und Wasserstoffs und weiterhin des S und P; wir haben aber noch nicht untersucht, welche Rolle dem Stickstoff bei der Oxydation des Eiweisses zufällt. Unter den durch einfache chemische Behandlung erhaltenen Spaltungsproducten des Eiweisses finden sich, worauf bereits früher hingewiesen wurde, (cf. Stoffwechsel S. 32) eine Reihe von Aminsauren, (Tyrosin, Glutaminsäure, Asparaginsäure, Leuceine, Leucine, Glycocoll) ausserdem nach Hlasiwetz und Habermann Amine (Methyl-, Aethyl-, Propyl-, Butyl-, Amyl-, Caprylamin)

ferner Glutiminsäure und Indol neben Skatol (aromatische Imide) also Ammoniakverbindungen, deren substituirende Bestandtheile (Alkohole und Fettsäurereste) überwiegend der Fettsäurereihe, zum Theil der aromatischen Gruppe zugehören. Da die auf analytischem Wege hergestellten Spaltungsproducte des Eiweisses, dessen Molecularformel Pflüger zu $C_{72}H_{112}N_{18}O_{22}S$ annimmt, fast immer nur ein einziges N-Atom neben einer grösseren Zahl von C-Atomen im Molecül enthalten, so müssen im Eiweissmolecül die N-Atome unter die viel zahlreicheren C-Atome ziemlich gleichmässig zerstreut sein. Vergegenwärtigen wir uns, dass zwischen den Producten der regressiven Metamorphose und dem Dissociationsprocess innerhalb der lebendigen, aus N-haltigem Material aufgebauten Zelle ein causaler Zusammenhang besteht, so werden wir unwillkürlich zu einem Vergleich zwischen den im lebenden Körper und den ausserhalb desselben gewonnenen Spaltungsproducten des Eiweisses aufgefordert. Sehen wir vom Harnstoff vorläufig ab, so ergiebt sich folgende Uebersicht.

N-haltige Eiweissderivate.

Ausserhalb des Körpers:		innerhalb desselben:	
Indol	$NH \cdot C_8H_6$	Harnsäure	$N_4 \cdot C_5H_4O_3$
Tyrosin	$NH_2 \cdot C_9H_9O_3$	Xanthin	$N_4 \cdot C_5H_4O_2$
Leucin	$NH_2 \cdot C_6H_{11}O_2$	Guanin	$N_5 \cdot C_5H_5O$
Glutaminsaure . .	$NH_2 \cdot C_5H_7O_4$	Guanidin	$N_3 \cdot CH_5$
Asparaginsäure . .	$NH_2 \cdot C_4H_5O_4$	Carbamid	$N_2 \cdot CH_4O$
etc.		etc.	

In dem Molecül der Harnsäure und ihrer Verwandten erscheint constant eine grössere Zahl von N-Atomen, mit einer fast gleichen, ja kleineren Zahl von C-Atomen als in den künstlich herstellbaren Eiweissabkömmlingen; Harnsäure und deren Verwandte können also nur durch Synthese entstanden sein, unmöglich durch directe Abspaltung aus Eiweiss. Zu diesem Zwecke müssen die vielen N-haltigen Reste, welche aus dem Eiweiss bei dem Stoffwechsel sich ablösen, zum Aufbau des Harnsäuremoleculs etc. durch das lebendige Plasma gesammelt werden. Ueber den hierbei obwaltenden Modus giebt uns das Verhalten der Cyanverbindungen einen beachtenswerthen Fingerzeig. Von den Cyanverbindungen kennt man die Geneigtheit nicht bloss zur Polymerisirung, sondern auch zur Attraction organischer Ammoniakderivate, sowie auch die Fähigkeit zur Erzeugung einfacher und complexer Ureide, wie z. B. die Umwandlung des cyansauren Ammonium in Harnstoff beweist. Eine einfache Erklärung für die Möglichkeit der Synthese durch das lebendige Eiweiss würde in der Pflüger'schen Hypothese liegen, dass zwischen dessen C- und N-Atomen Nitril- und Imidbindungen vorkommen, von denen sich letztere in der Harnsäure etc. noch erhalten haben. Auch das von Kossel als Zersetzungsproduct des Nuclein nachgewiesene Adenin, dessen empirische Formel $C_5N_5H_5$ einer polymerisirten Blausäure entspricht, ist an den mit Kali erhaltenen Zersetzungsproducten als eine wirk-

liche Cyanverbindung erkannt worden. Ferner weist die im Speichel vorkommende Sulfocyansäure auf das Cyan des lebendigen Eiweiss hin und giebt gleichzeitig einen Wink über die Art der Bindung des Schwefels im Eiweissmolecül. Der von Jaffe und R. Cohn gefundene Uebergang des Furfurol in Furfuracrylsäure deutet die Existenz einer bis dahin unbekannten, im Thierkörper wirksamen Synthese an, welche die Entstehung der Harnsäure, die ja ein Acrylsäurederivat ist, dem Verständniss näher rücken würde. Die Bildung der Furfuracrylsäure lässt sich nur durch die Annahme erklären, dass die Aldehydgruppe des Furfurols mit dem Atomcomplex der Essigsäure oder einer Acetylverbindung unter H_2O - Austritt in Reaction tritt, entsprechend der Gleichung:

$$C_4H_4O \cdot COH + CH_3 \cdot COOH = H_2O + C_4H_4O \cdot CH : CHCOOH$$

Complexe Ureide vermag der thierische Organismus thatsächlich ebenfalls herzustellen. Salkowsky führte den Nachweis, dass mit der Nahrung eingeführte Amidobenzoësäure in Uramidobenzoësäure, Taurin in Taurocarbaminsäure im Organismus übergehen. Bei der Erzeugung dieser Uramidosäuren handelt es sich nach Pflüger's Ansicht sicher um die Addition der Elemente der Cyansäure, welche, auf den Ammoniakrest der eingeführten Molecüle wirkend, sich mit diesem wie bei der Wöhler'schen Reaction in den betreffenden substituirten Harnstoff umsetzen. Der Vorgang lässt sich aber auch so erklären, dass von dem Organismus gelieferte Carbaminsäure unter Wasserabspaltung sich mit dem Ammoniakreste des eingeführten Molecüls verbindet.

Die Harnsäure oder die ihr nahestehenden Körper bilden im Harn der Säugethiere und des Menschen nur einen sehr kleinen Theil der N-haltigen Umsetzungsproducte des lebendigen Eiweiss, welche fast ganz im Harnstoff enthalten sind. Harnstoff aus Eiweiss darzustellen, ist bislang noch Niemandem gelungen. Nur das Eiweiss der lebendigen Zelle vermag denselben aus Nahrungseiweiss zu erzeugen, ein weiterer Beweis für die Differenz zwischen lebendigem und abgestorbenem Eiweiss. Auch dieser Process vollzieht sich aller Wahrscheinlichkeit nach nicht durch einfache Abspaltung aus dem Eiweissmolecül, sondern auf synthetischem Wege. Wie anders wäre es sonst möglich, die Vermehrung der Harnstoffausscheidung nach Verfütterung von Ammoniumcarbonat zu erklären? Ob man hierbei eine einfache Condensation unter Wasseraustritt annimmt, oder, wie Pflüger will, erst die Entstehung eines complexen Ureids aus dem eingeführten Ammoniaksalze und nachträgliche Spaltung, in beiden Fällen handelt es sich um eine Synthese, für deren thermochemischen Werth die etwaigen Zwischenproducte nicht in die Wagschale fallen.

Als absolut sicher gestellte Synthesen, welche durch Vermittelung der thierischen Zelle unter Wasseraustritt stattfinden, sind zu betrachten die Bildung der Hippursäure aus Glycocoll und Benzoësäure, die Erzeugung der Aethersäuren aus Phenolen und Sulfaten, die Paarungen

amidirter und nicht amidirter Substanzen der Fettsäurereihe sowohl, wie der aromatischen mit Glycuronsäure.

Aber auch die Erhaltung des lebendigen Eiweissmolecüls resp. die Regenerirung desselben lässt sich auf synthetische Processe zurückführen. Es wurde bereits früher darauf hingewiesen, dass bei der explosionsartigen intramolecularen Vereinigung der C- und O-Atome im Eiweiss der lebendigen Zellen freie chemische Affinitäten auftreten können. Letztere sind befähigt nicht nur den unter Einfluss der niedrigen Sauerstofftension der Gewebe aus dem Oxyhämoglobin dissociirenden freien Sauerstoff aufzunehmen, sondern auch andere Molecüle, z. B. ein solches, das vom resorbirten Nahrungseiweiss herstammt. Pflüger stellt sich nun vor, dass die energischen Vibrationen der lebendigen Molecüle sich auf dasselbe fortpflanzen, wodurch die Entropie des zu assimilirenden Molecüls wächst. Bei der Grösse des Eiweissmolecüls braucht eine nennenswerthe Temperaturzunahme bei dem Assimilationsvorgang nicht einzutreten, denn diese Verstärkung der lebendigen Kraft innerhalb des zu assimilirenden Molecüls äussert sich durch eine Zunahme der Atomenergie, welche sich als Wärme nicht kund giebt, da allein die Intensität der Molecularbewegung die Temperaturgrössen bestimmt. Es deckt sich diese Hypothese daher auch durchaus mit den Ergebnissen der Experimente Rubners am lebenden Thier, welcher zwischen dem calorischen Werthe des Organeiweiss und des Nahrungseiweiss keinen Unterschied feststellen konnte (cf. Stoffwechsel S. 142). Unter Vermittelung der Entropiezunahme tritt gleichzeitig — wie dies auch bei Condensationen sonst geschieht — eine intramoleculare Vereinigung von Sauerstoff und Wasserstoffatomen zu Wasser ein, das sich innerhalb des Molecularverbandes nicht mehr zu halten vermag. Da nun aus Amiden durch Wasserverlust Cyanide entstehen, so erscheint die Entstehung des Cyans im lebendigen Eiweiss wohl verständlich. Bekanntlich ändert sich die enge Beziehung, in welche der Kohlenstoff zum Stickstoff im Cyan tritt, durch verschiedene Veranlassungen sehr leicht, indem sich alsdann der Kohlenstoff mit Sauerstoff, der Stickstoff mit Wasserstoff vereinigt, ein Vorgang, welcher unter den Begriff der Oxydation fällt. Auf Grund dieser Ueberlegung ist man zu sagen berechtigt, die Oxydation bedingt die Assimilation. Wie aus den Stoffwechselversuchen mit Fleischnahrung hervorgeht, kann die Assimilation nur einen geringen Antheil des eingeführten Nahrungseiweiss betreffen. Die Hauptmasse des circulirenden Eiweiss muss doch wohl eine derartige Zunahme der Atomenergie erfahren, dass die einzelnen Molecüle des Nahrungseiweiss gesprengt werden. Ihre Trümmer finden zum Theil entweder als Bausteine zur Formation anders gearteter Nährstoffe Verwendung und füllen die im Körper vorhandenen Depots oder sie erscheinen mehr oder weniger durch intercurrente Synthesen verändert in den Secreten. Nur dann, wenn die Entropiezunahme auf reichlich vertretene andere Nährstoffe, Fett oder Kohlehydrate sich vertheilen kann (cf. Bd. I, S. 85, 89 u. 93) moderirt sich

die Atomenergie muthmasslich soweit, dass ein relativ grösseres Quantum Nahrungseiweiss assimilirt und nicht zerstört wird, d. h. eine Sparwirkung in Bezug auf Nahrungseiweiss eintritt. Bezüglich der von Schwarz gemachten Beobachtungen über eine der wichtigsten Eiweisssynthesen, der des Hämoglobin durch Leucocyten, lässt sich zur Zeit noch nicht übersehen inwieweit das Zellplasma an der Reconstruction des Hämoglobin aus entfärbten Lösungen betheiligt ist.

Was geschieht jedoch, wenn resorbirte Kohlehydrate in den Bereich der frei gewordenen Affinitäten eines Plasmamolecüls gerathen? Die Beantwortung dieser Frage ist keine schwierige, wenn wir uns an die Resultate jener Stoffwechselversuche erinnern, in denen die Kohlehydrate eine hervorragende Rolle spielen. Eine grosse Zahl von Untersuchern (Bd. I, S. 96) hat es über allen Zweifel sicher gestellt, dass aus Kohlehydraten im Thierkörper Fett hervorgehen kann. Kohlehydrate sind, wie bereits bei einer früheren Gelegenheit angeführt wurde (Bd. I, S. 52), Derivate der sechssäurigen Alkohole $C_6H_8(OH)_6$; Glieder von mehr als 6 unmittelbar aneinander geketteten Kohlestoffatomen kommen im Kohlehydratmolecüle überhaupt nicht vor. Bei der Bildung des Fettes, also der Stearinsäure, der Palmitinsäure, der Oelsäure, müssen Ketten von 16—18 direct untereinander chemisch verknüpften Kohlenstoffatomen zusammengefügt werden. Hier arbeitet also die thierische Zelle, gerade so wie die pflanzliche in ausgezeichneter Kreise synthetisch. Weil sie Kohlenstoffketten aufbaut, welche nicht blos Multipla von C_6 wie bei Oelsäure und Stearinsäure ($3 \cdot C_6$), sondern auch solcher, die wie bei der Palmitinsäure 16 und dem Glycerin nur 3 Atome Kohlenstoff zählen, so folgert Pflüger in seiner übersichtlichen Darstellung der synthetischen Processe im thierischen Organismus, dass die Kohlenstoffketten gleichsam zurecht geschnitten und geeignet zusammengefügt werden. Diese Anschauung wird durch die Erfahrungsthatsache gestützt, dass bei der Mästung aus demselben Stärkemehl in dem Körper verschiedener Thierarten Fettgemenge verschiedener Zusammensetzung entstehen.

Die bei der Umwandlung der Kohlehydrate in Fett vorauszusetzenden Veränderungen am Kohlehydratmolecül sind auch geeignet, Aufschluss zu geben über die Sparwirkung der Kohlehydrate in Bezug auf die geringe Verminderung der Umsetzung von organischem Eiweiss. Die N-freien Zersetzungsproducte, welche auf künstliche Weise aus Eiweiss zu gewinnen sind, stimmen im Wesentlichen mit denjenigen überein, welche durch den Lebensprocess im thierischen Organismus entstehen. Die Eiweissstoffe liefern durch Oxydation (cf. Bd. I, S. 33) Ameisensäure, Essigsäure, Propionsäure, Buttersäure, Valeriansäure, Capronsäure, Benzoësäure, sowie deren Aldehyde, dann auch Oxalsäure und Fumarsäure. Bezüglich der Kohlewasserstoffgruppen besteht zwischen Nahrungs- und lebendigem Eiweiss insofern Uebereinstimmung, als die Zugehörigkeit der einzelnen Componenten zur Fettsäurereihe für beide Modificationen erwiesen ist. Soweit nun die Processe der Oxydation des lebendigen

Eiweissmoleculs im Bereich der Kohlewasserstoffradicale ablaufen, ist bei Gegenwart von Kohlehydraten eine synthetische Regeneration des Eiweissmolecüls auf Kosten der fettliefernden Bruchstücke der Kohlehydrate denkbar, d. h. eine Sparwirkung in Bezug auf organisirtes Eiweiss, wie eine solche bei ausschliesslicher Verfütterung von Kohlehydraten, wenngleich nur in geringem Umfange zu constatiren ist (Bd. I, S. 86). Einseitige Fettfutterung leistet wider Erwarten nicht dasselbe; bei einem hungernden Thier bewirkt ausschliessliche Fettfütterung keine Beschränkung in der Eiweisszersetzung.

Die Erzeugung von Fett aus Kohlehydraten giebt Veranlassung zu kräftigen Reductionen; denn wo fortwährend, wie in den lebendigen Zellen, Atomgruppen entstehen, welche mit grosser Begierde den Sauerstoff anziehen, werden Reductionswirkungen um so energischer auftreten, je ärmer an freiem Sauerstoff die thierischen Gewebe sind. Da dieses Gas aber, wie Pflüger gezeigt hat, immer nur in Spuren hierselbst vorhanden ist, so wird es begreiflich, dass jede starke Anregung des Stoffwechsels, besonders wenn sie bei Körperruhe und deshalb verringerter Athemthätigkeit sich geltend macht, schnell den freien Sauerstoff aus den Geweben eliminiren kann. Findet dann eine Oxydation etwa auf Kosten des Wassers statt, so wird H_2 disponibel, welcher die Gruppe $CH \cdot OH$ in $CH_2 + H_2O$ überführt. Nun ist es aber gewiss, dass kein Nahrungsstoff den Stoffwechsel so sehr steigert als die Zufuhr von Eiweiss, weshalb es ganz klar ist, warum bei Fütterung von Stärke ohne Eiweiss selbst bei reichlichster Kohlehydratzufuhr eine minimale, in Gemeinschaft mit eiweisshaltigen Nährstoffen eine reichliche Umwandlung in Körperfett eintritt (cf. Bd. I. S. 86 u. 93). Ueber die Orte, an welchen Reductionen im Thierkörper stattfinden, geben Untersuchungen von Ehrlich Aufschluss. Bringt man Thieren Farbstoff ins Blut, z. B. Alizarinblau, Indophenolblau oder schwefelhaltiges Methylenblau, so werden zunächst die Gewebe gefärbt. Diejenigen Organe, welche sich durch ihr Reductionsvermögen auszeichnen, entziehen den genannten Farbstoffen Sauerstoff, wodurch sich dieselben in farblose Substanzen, Leucoverbindungen umwandeln. Blau gefärbt blieben das Blut, Lymphe, Transsudate, Hirnrinde, Herz, Milz, Lymphdrüsen, Knochenmark, quergestreifte Musculatur aber in Abstufungen; die glatte Musculatur des Dickdarms zeigt nur schwache Bläuung, die des Dünndarms fast gar keine. Lunge, Niere, Schleimhaut des Darms enthalten ebenfalls viel Leucoverbindungen; die Speicheldrüsen, Pancreas, Thränendrüsen, Harder'sche Drüse reduciren zwar, bilden aber nur wenig Weiss; die Leber enthält etwas Weiss trotz Secretion von Galle, die ähnlich wie der Harn Blaufärbung zeigt.

Ebensowenig wie man aus der im Thierkörper zu statuirenden Synthese des Fettes aus Kohlehydraten die Berechtigung herleiten kann, im Kohlehydrat das Fettmolecül präformirt anzusehen, ebenso wenig darf man im Eiweiss Fettmolecüle fertig vorgebildet vermuthen, obgleich gewichtige Thatsachen dafür sprechen, dass aus Eiweiss Fett zu

entstehen vermag (cf. Bd. I, S. 90). Es kann sich nun bei dieser Metamorphose gleichfalls nur um eine Synthese handeln, denn wie Drechsel nahe gelegt hat, sind im Eiweissmolecül ursprünglich keine Atomgruppen mit mehr als 6 oder 9 Kohlestoffatomen enthalten. Die Fettbildung auf Kosten von Eiweiss beruht demnach nicht auf einer einfachen Abspaltung von Fett aus dem Eiweissmolecül, sondern auf einer Synthese aus den primär entstandenen kohlestoffärmeren Spaltungsproducten.

Die synthetische Thätigkeit der Zelle reicht aber aller Wahrscheinlichkeit nach noch weiter. Eine lebende Leber, die frei von Glycogen ist, erzeugt bekanntlich nicht blos nach Zufuhr von verwandten Kohlehydraten, sondern auch nach Einverleibung von Glycerin, Leim, Eiweiss, alsbald wieder Glycogen und zwar stets dasselbe Glycogen. Wie bei der Fettsynthese aus Kohlehydraten im Allgemeinen die Gruppen $CH \cdot OH$ in CH_2 verwandelt und geeignet zusammengefügt werden mussten, so wird umgekehrt bei der Synthese der Kohlehydrate aus Eiweiss die Gruppe CH_2 in $CH \cdot OH$ zu verwandeln und dann zu combiniren sein. Dabei erscheint es nicht auffällig, wenn die synthetische Arbeit der Zelle die Gruppe $CH \cdot OH$ nicht verschmäht, sondern auch diese anzieht, falls sie diese fertig gebildet bereits vorfindet, wie sie im Zucker oder Glycerin ihr geboten wird. Dass derselbe Stoff, das Glycogen, durch Synthese aus Molecülen verschiedenartiger chemischer Constitution erzeugt wird, bildet ein Analogen zu der Erzeugung des Fettes aus Kohlehydrat und Eiweiss. Die Synthese ein und derselben Substanz aus heterogenen Körpern wird nur unter der oben bereits angedeuteten Annahme verständlich, dass die Synthese einhergeht mit gleichzeitiger Sprengung des Molecüls, weil die brauchbaren Fragmente angezogen und das neu zu bildende Molecül eingefügt werden, ein Vorgang, der jedenfalls complicirter sein muss, als die einfache Vereinigung zweier Molecüle unter Wasseraustritt, ähnlich wie bei Esterbildung.

Die Wärmeentwickelung bei der Vereinigung verschiedener hydroxylirter Kohlestoffverbindungen durch Sauerstoff, welche unter Austritt von Wasser erfolgt, ist durchschnittlich sehr gering und häufig von negativer Tönung. Berthelot berechnete aus den von Favre und Silbermann im Verbrennungscalorimeter bestimmten Werthen für die Esterbildung aus Alcoholen und organischen Säuren einen schwachen Wärmeverbrauch bei der Ausscheidung des Hydroxyls und Wasserstoffs, welcher aber angenähert aufgewogen wird durch die Wärmeentwickelung bei der Vereinigung der beiden Reste und des Hydroxyls mit Wasserstoff zu Wasser. Diesen Vorgängen, die man von jeher mit der Salzbildung verglichen hat, liegt also auch auf thermochemischem Gebiet ein analoges Gesetz der Thermoneutralität zu Grunde, welchem ebenmässig auch die complicirten synthetischen Processe des Thierkörpers zu folgen scheinen, wennn anders aus der Thermoneutralität bei Assimilation des Nahrungseiweisses ein weitergehender Schluss gestattet ist.

7. **Physikalische Wärmequellen.** Den geschilderten chemischen Processen gegenüber, welche in ihrer Totalität als hauptsächlichste Quelle thierischer Wärme betrachtet werden müssen, sind einige noch zu erwähnende physikalische Wärmequellen von untergeordneter Bedeutung.

Chemische Energie erzeugt neben Wärme im Thierkörper auch electrische Energie; da die Gesammtmenge der Energie vor und nach der Umsetzung constant sein muss, so folgt hieraus, dass mit der Zunahme der electrischen Energie die thermische Energie abnehmen wird. Die in den Muskeln, Nerven, Drüsen nachweisbaren electrischen Ströme gehen jedoch höchst wahrscheinlich wieder in Wärme über, ausgenommen, es wird durch passende Einrichtung ein Theil derselben nach aussen abgeleitet.

Zwischen Electricität und Wärme existirt eine von Joule aufgefundene Beziehung. Jeder von einem Strom durchflossene Leiter wird erwärmt. Wie die Wärmemessung an einem durchströmten Leiter beweist, muss einmal die Wärmewirkung des Stromes unabhängig von der Stromrichtung sein; es kann weiterhin eine einfache Proportionalität zwischen Stromstärke und Wärme nicht bestehen, und zwar deshalb, weil sich alsdann, entsprechend dem für die Stromstarke massgebenden Potentialniveau, der Leiter nur an einer Hälfte erwärmen, an der anderen sich abkühlen würde. Da gleichmässige Erwärmung erfolgt, so geht daraus hervor, dass die entwickelte Wärme (Q) mindestens dem Quadrat der Stromintensität (i) proportional sein muss; ausserdem kommt noch der directe Widerstand (w) in Frage, denn je grösser derselbe, desto stärker die Erwaimung, ferner die Zeit (t) und schliesslich eine Constante als Proportionalitatsfactor (c). Die vorhandenen Beziehungen lassen sich durch die Formel ausdrücken $Q = ci^2wt$. Nach dem Ohm'schen Gesetz ist $i = \frac{e}{w}$; dies in obige Gleichung eingesetzt, ergiebt $Q = ciet$, worin e der electromotorischen Kraft (Spannung, electrisches Potential) entspricht. Zur Bestimmung der Constanten setzen wir $i = 1$ Ampère, $e = 1$ Volt, $t = 1$ Secunde, somit $c = Q$. In mechanischem Maass ausgedrückt, liefert eine Electricitätsmenge, deren Stromintensität 1 Ampère und deren Spannung 1 Volt beträgt, in 1 Secunde 0,102 *kg* Mt Arbeit; das calorische Aequivalent für die Arbeitseinheit ist $\frac{1}{424}$. Wir erhalten demnach für obigen Arbeitswerth in calorischem Maass $\frac{0,102}{424} = 0,00024$ Cal $= 0,024$ *K*. c ist also diejenige Grösse, welche angiebt, welche Wärme die Stromeinheit erzeugt, d. h. $Q = 0,024$ *K* für 1 Secunden-Volt-Ampère. Da die im Körper zur Geltung kommenden Ströme von niedrigerer Ordnung sind, als der Einheitsstrom, so geht daraus hervor, dass im Vergleich zu der durch chemische Umsetzungen hervorgerufenen directen Wärmetonung die aus Electricität entstehende Wärmemenge verschwindend gering ist.

Von aussen zugeführte Electricität wirkt in gleichem Sinne. Fick vermochte durch thermoelectrische Messung kaum eine Spur von Erwärmung an einem todten Froschmuskel nachzuweisen, wenn derselbe von dem Strom von 24 Daniell's (mit 26 Volt Spannung) mehrere Secunden lang durchflossen wurde. Nur bei Faradisirung mittelst starker Ströme bei schnellem Tempo des Hammers am Schlitteninductorium tritt nach Danilewsky deutliche Erwärmung des Muskels ein; schwingt der Hammer seltener (z. B. 2—3 Mal in der Secunde) so findet geringe oder keine Erwärmung statt.

Die aus chemischer Energie hervorgegangene mechanische Arbeit wandelt sich insoweit in Wärme um, als innerhalb des Körpers Reibungswiderstände zu überwinden sind. Der numerische Werth der Reibung der Muskeln, Sehnen der Gelenkenden ist im Ruhestand selbstredend gleich Null; in der Bewegung erscheint derselbe wesentlich abhängig von der Grösse des Reibungscoefficienten, welcher sicherlich weniger als 0,01 beträgt, so dass der Reibungseffect ein relativ geringfügiger zu sein scheint. — Ueber die Wärmeproduction durch strömende Flüssigkeiten liegen Bestimmungen von Joule vor. Nach ihm ist der Werth für die hierbei durch die Reibung gelieferte Wärme proportional dem Product aus der Differenz des Anfangs- und Enddruckes in das Gewicht der vorbeigeflossenen Flüssigkeitsmasse, im Circulationsapparat demnach proportional der Arbeit des Herzens.

Nimmt man als tägliche Arbeit, welche das Herz eines 400 *kg* schweren Pferdes zu leisten hat, 180 000 *kg* Mt an, so ergiebt sich, die Wärmecapacität des Körpers der das Wasser gleichgesetzt, als Warmeproduction hieraus ein Quantum von 424,5 Cal., welches hinreicht, den Gesammtkörper innerhalb der genannten Zeit um ca. 1° zu erwärmen. Die Kreislaufarbeit des menschlichen Herzens mit 88,000 *kg* Mt bewerthet producirt hierdurch 207,5 Cal., ausreichend zur Erwärmung des Gesammtkörpers um ca. 2°.

II. Arbeit und Wärmebildung der Skeletmusculatur.

Der Skeletmuskel arbeitet, wie schon S. 28 und 29 des Näheren ausgeführt wurde, auf Kosten der in der Muskelsubstanz aufgespeicherten chemischen Energie. Diese setzt sich um in Wärme und mechanische Arbeit, wovon die Letztere, abgesehen von dem geringen durch Reibung verloren gehenden Bruchtheil, nicht mehr in Wärme zurückverwandelt werden kann, weil es sich, anders als beim Herz und der glatten Musculatur, um äussere Arbeit handelt. Um das Verhältniss der als äussere Arbeit erscheinenden Quote zu dem als Wärme auftretenden Antheil der umgesetzten chemischen Energie kennen zu lernen, erfordern die bei der Contraction der quergestreiften Sceletmusculatur wahrnehmbaren thermischen Veränderungen eine specielle Besprechung.

1. **Unterschiede gegenüber Maschinenarbeit.** In erster Linie haben wir noch die früher (Stoffwechsel S. 145) ausgesprochene Behauptung zu begründen, dass die durch Muskelcontraction geleistete

Arbeit mit der von einer Dampfmaschine producirten nicht verglichen werden darf. Die Maschine leistet Arbeit durch Umwandlung von Wärme höherer Temperatur in solche niederer, indem die Energie ungeordneter Molecularbewegung in geordnete Massenbewegung übergeführt wird.

Eine solche Temperaturumwandlung könnte an sich wohl bei der Muskelcontraction erfüllt gedacht werden, ja es würde dieser Process allenfalls unter den Gesichtspunkt eines reversiblen zu bringen sein. Die Oxydationsproducte des im Muskel aufgespeicherten Brennmaterials, die im Augenblick der Verbrennung erwärmt zu denken sind, könnten der wärmere Körper sein, von welchem Wärme auf die kühlere Umgebung übertragen wird, und es würde dann — so konnte man meinen — bei diesem in Wirklichkeit vorhandenen »Wärmefall« ein Theil der Wärme thermodynamisch in Arbeit verwandelt. Die Arbeit vermittelnde Grundsubstanz des Muskels bliebe bei diesem Prozesse unverändert. Die einzige Veränderung nach dem Kreisprocess in der einen Richtung bestände in der Aufzehrung von Brennmaterial und in Ueberladung der Maschine mit Verbrennungsproducten. Zur Berechnung des Arbeitswerthes einer solchen Verwandlung müsste man die Möglichkeit annehmen, die Entropiezunahme der Umgebung, ebenso die geleistete Arbeit auf irgend einem beliebigen Wege rückgängig machen zu konnen. Unter diesen Annahmen würden die S. 12 aufgestellten Gleichungen gelten:

$$\frac{Q'}{T'} = Q\left(\frac{1}{T_2} - \frac{1}{T_1}\right) \text{ oder } Q' = Q\left(\frac{T'}{T_2} - \frac{T'}{T_1}\right),$$

welche die quantitativen Beziehungen zwischen dem Betrage des Wärmefalls und der zu mechanischem Effect verwendeten Wärmemengen feststellen. Darin bedeutet Q' die zu mechanischem Effecte verwendete, Q die aus einem wärmeren auf einen kälteren Korper übergegangene Wärmemenge; T', T_1 und T_2 sind die in Betracht kommenden absoluten Temperaturen, nämlich T' diejenige, bei welcher die Wärme den mechanischen Effect hervorgebracht hat, T_1 die der wärmeren Verbrennungsproducte und T_2 die der kälteren Umgebung. Beim Contractionsvorgang können die beiden von -273° gerechneten absoluten Temperaturen offenbar nur sehr wenig von einander und von T' verschieden sein, es ist also jedenfalls der Factor $\frac{T'}{T_2} - \frac{T'}{T_1}$ ein sehr kleiner Bruch und Q', die zum mechanischen Effect verwendete Wärme, würde demgemäss nur einen sehr kleinen Bruchtheil von Q, der bei der chemischen Umsetzung freigewordenen und auf die Umgebung übergehende Wärme ausmachen. Nur ein sehr kleiner Theil der chemischen Energie wäre auf diese Weise zu nutzbarer Arbeit verwendbar. Setzen wir concrete, den wirklichen Verhältnissen angemessene Werthe ein $T' = -273 + 38$; $T_2 = -273 + 37$, $T_1 = -273 + 40$, so wäre $Q' = -Q \cdot 0{,}013$, d. h. von der gesammten durch Umsetzung der chemischen Energie zur Verwandlung disponibel gewordenen Wärme gelangte nur ca. 1 pCt. in Form mechanischer Energie zur Geltung, während 99 pCt. zur Erzeugung von Wärme dienten, die schliesslich durch regulatorische Einflüsse nutzbar nach Aussen abgeführt würden.

Diese Folgerung wird positiv widerlegt durch die augenscheinliche Thatsache, dass der Thierkörper im Verhältniss zu dem in der Nahrung eingeführten Brennmaterial enorme mechanische Leistungen entfaltet, welche nach den von E. Wolff am lebenden Thier angestellten Versuchen bis zu 50 pCt. des calorischen Werthes des resorbirten Nährmaterials betragen.

Die Voraussetzung, dass die Muskelcontraction ein thermodynamischer Vorgang sei, bei welchem durch Verbrennung zunächst blos Wärme als solche erzeugt und von dieser ein Theil dann in mechanische Energie

verwandelt werde, ist demnach hinfällig; es kann sich bei der Muskelcontraction nur um eine unmittelbare Umsetzung von chemischer Energie in mechanische handeln, über deren Modus die Hypothesen Pflüger's wenigstens Andeutungen zu geben im Stande sind.

Es wird demgemäss unsere nächste Aufgabe sein, zu untersuchen, inwieweit die Wolff'schen Angaben durch anderweitige Erfahrungen gestützt werden, unter welchen vor allen die von Fick angestellten Versuche heranzuziehen sind.

2. **Gesammt-Effect der Contraction des isolirten Muskels in calorischem Maass.** Lässt man durch einen lebenden, isolirten und geeignet befestigten Froschmuskel ein Gewicht heben und wird das Gewicht am Muskel wieder auf seine frühere Lage zurückgeführt, so muss offenbar der ganze Effect der chemischen Arbeit in Wärmeerzeugung bestehen, denn bei der Senkung des Gewichts, wobei der Muskel sich bis zu seiner ursprünglichen Länge ausdehnt, wird die geleistete Arbeit in eine äquivalente Wärmemenge umgewandelt. Es lässt sich dies experimentell beweisen, indem man einen Muskel ohne Gewichte sich verkürzen lässt und erst vom Moment der Dehnung an belastet (Steiner, Schmulewitsch, Westermann). Misst man daher die Temperaturveränderung am Muskel, nachdem das Gewicht auf seinem Ausgangspunkt zurückgelangt ist, so erhält man nicht die neben der Arbeit gebildete Wärme, sondern man misst die ganze Summe der freigewordenen, in Wärme umgewandelten chemischen Energie, wenn man die Temperaturerhöhung des Muskels mit seiner Wärmecapacität multiplicirt. — Experimentelle Bestimmungen über die specifische Wärme thierischer Gewebe existiren von Crawford, Adamkiewicz (Mischungsmethode), neuere von J. Rosenthal. Letzterer fand unter Benutzung eines Eiscalorimeters, die specifische Wärme des Wassers = 1 gesetzt, für

Compacten Knochen	0,3
Spongiösen Knochen	0,71
Fettgewebe	0,712
Quergestreiften Muskel . . .	0,825
Defibrinirtes Blut	0,927

Als mittleren Werth für den Gesammtkörper nimmt Liebermeister 0,83 an. Die specifische Wärme des Muskels wird vielfach der des Wassers gleichgesetzt, wodurch die berechneten Wärmemengen etwas zu hoch ausfallen.

Die bei einer Muskelcontraction geleistete mechanische Arbeit wollen wir mit l, deren Wärmeäquivalent mit c', die nebenher producirte Wärmemenge mit c bezeichnen. Misst man nun die Wärme nach eingetretener Verlängerung des Muskels durch das dehnende Gewicht, anstatt am Ende der Contraction, so erhält man nicht allein die Wärme c sondern $c + c'$. Um aus dieser Summe die geleistete Arbeit berechnen zu können, müsste man die Wärmemenge c bestimmen, welche unmittelbar nach der Contraction vorhanden ist, und dieses c von $c + c'$ abziehen.

Die c' nach dem mechanischen Wärmeäquivalent entsprechende mechanische Arbeit würde dann das Maass der vom Muskel durch das Heben des Gewichts geleisteten Arbeit liefern.

Fick bestimmte die in Frage kommenden Grössen in folgender Weise: Er liess den Muskel das eine Mal ein Gewicht in die Höhe heben und dann von diesem Gewichte belastet sich wieder ausdehnen, das andere Mal wurde der Muskel im Momente des Maximums der Contraction entlastet und dehnte sich unbelastet aus. In beiden Fällen wurde die Wärmemenge bestimmt, im ersten Falle also $c + c'$, im zweiten c allein erhalten. Da eine Einzelzuckung trotz der zur Wärmebestimmung angewendeten thermoelektrischen, unten näher beschriebenen empfindlichen Messungsmethode ausserordentlich geringe, selbst mit dem genannten Verfahren schwer feststellbare, Wärmequantitäten liefert, so zog es Fick vor, mehrere, gewöhnlich drei, Zuckungen unter denselben Bedingungen hintereinander ausführen zu lassen und die ihnen entsprechenden Wärmemengen zu beobachten. Für diejenige Versuchsweise, wo der Muskel nach der Contraction zu entlasten war, um sich unbelastet ausdehnen zu können, construirte Fick eine besondere Vorrichtung, den »Arbeitssammler«. Der Apparat gestattete jedoch die Erzielung quantitativ genauer Wärmewerthe nicht, weshalb Fick eine von Danilewsky zu ähnlichen Zwecken benutzte, auf demselben Princip beruhende Methode auch zu seinen späteren Messungen verwendete, wobei aber ansatt c, der calorische Werth der Arbeit c' direct bestimmt oder aus der auf graphischem Wege ermittelten Arbeit berechnet wird.

Danilewsky's Verfahren gründet sich auf die Beobachtung, dass ein Muskel, welcher durch einen Kautschukfaden mit einem Gewicht verknüpft ist, nicht merklich erwärmt wird, wenn das gehobene Gewicht herabfällt, weil die abnehmende potentielle Energie des fallenden Gewichtes lediglich in der naehgiebigen Kautschukmasse durch Vermittelung der inneren Reibung, welche die Schwingungen verzögert (spec. Wärme des Kautschuk = 0,5), als Wärme in die Erscheinung tritt. Ganz dasselbe findet statt, wenn das Gewicht nicht durch fremde Muskelkraft, sondern durch eine Zuckung des Muskels selbst angehoben worden ist. Natürlich muss während des Hubes das Gewicht mit dem Muskel fest verknüpft sein und nur während des Herabfallens darf der Gummistreif die Verknüpfung vermitteln, andernfalls würde der letztere beim Aufzug gedehnt werden und andere Spannungsverhältnisse im Muskel eintreten als in dem andern weiter unten erwähnten Vergleichsversuch. Fick wählte zu seinen Versuchen ein Präparat, bei welchem man den Vortheil erreichte, eine ganz schmale, aus dünnen Streifchen von Eisen- und Neusilberblech nach Art der Dutrochet'schen Nadeln construirte Thermosäule in die Muskelmasse einsenken zu können, ohne irgendwelche Verletzung der Muskelfasern zu verursachen. Man erhält ein solches Präparat, indem man bei einem Frosch die Adductoren — bei grossen Exemplaren genügen die Semimembranosi — an beiden Seiten des Oberschenkels im Zusammenhang mit je einem Stückchen der zur Insertion dienenden Unterschenkelknochen und dem verbindenden Beckentheil freilegt und letzteren fixirt. Die beiden Muskelgruppen hängen alsdann nebeneinander herab und können mit ihren Innenseiten so dicht an einander gelegt werden, dass sie eine zusammenhängende Masse darstellen. Zwischen den Innenflächen wird die auf einer Seite papierdünn gefeilte Thermosäule eingeschoben, deren nach unten herausragende Kupferdrähte in Quecksilbernäpfe tauchen, wodurch eine Verschiebung vermieden und dennoch der Contact aufrecht erhalten wird. Das Knieende der Muskelgruppe umschlingt ein Faden, welcher durch ein Loch im Boden der feuchten Kammer eines Pflüger'schen Myographion heraushängt. Die Fortsetzung des Fadens bildet der Gummistreif, welcher an den mit einer gewissen bekannten Belastung versehenen Myographionhebel befestigt ist. Die Belastung hängt an einem

Faden, der um ein auf der Achse des Hebels steckendes Röllchen geschlungen war, dessen Halbmesser $^1/_5$ der Entfernung des Muskelangriffspunktes von der Achse beträgt. Beim Beginn des Versuchs war indess neben dem Kautschukstreif noch eine Verknüpfung zwischen dem unteren Muskelende und dem Hebel hergestellt durch zwei steife Drahtstücke, die leicht ineinander gehakt waren, so dass sie solange zusammenhielten, als Spannung vorhanden war, von einander aber losliessen, sowie der Hebel frei aufwärts schwang. Solange nun der Muskel aufwärts zieht, hängt die Last an ihm durch das undehnbare Zwischenstück, beim Fallen der Last bildet nur der Kautschukstrang die Verknüpfung. Eine am Myographionhebel befestigte Zeichenspitze markirt in 4facher Vergrösserung an einer berussten, sich langsam bewegenden Trommel die Höhe des Wurfs; die Erhebung der Last überträgt sich demnach, mit Rücksicht auf den Halbmesser des Röllchens in 20facher Vergrösserung. Hieraus konnte die durch Hebung des Gewichts geleistete Arbeit leicht berechnet werden, bei Berücksichtigung des Gewichts der Verbindungsstücke zwischen Muskel und Hebel. Diese Arbeit findet sich aber nicht im Muskel, sondern im Gummistreif als Wärme wieder, wodurch in diesem Falle c' in calorischem Maass durch thermoelektrische Messung unter Vermittelung einer im Gummistreifen befestigten schmalen Thermosäule erhalten wird. Am Ende des Versuchs befindet sich der Muskel genau in demselben Zustand wie zu Anfang, denn nach Ablauf der elastischen Nachschwingungen des Kautschuks ist er durch dessen Vermittelung mit jener Last gespannt, welche ihn zu Anfang des Versuchs durch Vermittelung der zusammengehakten Drahtstücke spannte.

Mit einem Versuche der beschriebenen Art wird nun ein anderer verglichen, in welchem die Verknüpfung des Muskels mit dem Myographionhebel resp. der angehängten Last während des ganzen Verlaufs der Zuckung bis zu Ende lediglich durch undehnbare Zwischenstücke vermittelt ist. Hierdurch wird die gesammte bei der Zusammenziehung geleistete mechanische Arbeit beim Zurückfallen der Last im Muskel durch Erschütterung in Wärme verwandelt, so dass die im Muskel erscheinende und vom Thermoelement des Muskels ausgemessene Wärmemenge der totalen von chemischen Kräften geleisteten Arbeit c + c' entsprechen muss. Als Maasseinheit für die, trotz Summation aus je drei unmittelbar auf einander folgenden Versuchen noch recht kleinen Wärmewerthe, schlägt Fick die Mikrocalorie (mcal.), den millionsten Theil einer grossen, den tausendsten Theil einer kleinen Calorie vor, d. h. eine Wärmemenge, welche erforderlich ist, um 1 *mg* Wasser von 0° auf 1° zu erwärmen. Zur Arbeitseinheit ist natürlich alsdann anstatt des Kilogrammmeters das Grammmillimeter (*gmm*) zu wählen, wodurch das Verhältniss zwischen Wärme und Arbeit 1 : 424 gewahrt bleibt. Fick rechnet mit 1 : 425.

Bevor wir uns zur Betrachtung der auf diesem Wege erhaltenen Versuchsresultate wenden, wollen wir uns über den Modus der Temperaturbestimmung mit Thermoelementen informiren. Für die vorerwähnten Untersuchungen kann das Quecksilberthermometer aus dem Grunde nicht Verwendung finden, weil es für die zu messenden Temperaturdifferenzen viel zu wenig empfindlich ist. Die thermoelektrische Messmethode beruht auf der Auswerthung derjenigen elektrischen Ströme, welche entstehen, wenn das eine von zwei einfachen, mit einander leitend verbundenen Thermoelementen resp. die eine Seite oder Kante eines zusammengesetzten Elementes eine, von dem anderen einfachen Element resp. der anderen Seite oder Kante eines combinirten Elementes abweichende Temperatur annimmt. Der in einem einfachen erwärmten Element vom Eisen zum Neusilber fliessende elektrische Strom besitzt für eine Temperaturdifferenz von 0° und 100° eine elektromotorische Kraft von 0,004 Volt; er durchläuft die beiden aus dickem Kupferdraht hergestellten Thermorollen

eines Spiegelgalvanometers, die sich durch ihren geringen Widerstand — derselbe beträgt für beide Rollen kaum mehr als 1,0 Ohm — von den grossen, bis 13 000 Ohm Widerstand besitzenden Rollen unterscheiden, welche zum Nachweis der Nerven- und Muskelströme dienen. Der durch eine Temperaturdifferenz der Thermoelemente hervorgerufene Strom bewirkt eine der Ampère'schen Regel folgende Ablenkung des Ring- oder Glockenmagneten innerhalb der dämpfenden Kupferhülse des Galvanometers. — Astasirung des schwingenden Magneten durch einen festen Magneten (Hauy'schen Stab oder dergl.), welche für Glockenmagneten ohnedies erübrigt, ist nach Fick deshalb nicht brauchbar, weil eine Boussole mit festem Astasirungsmagnet eine constante Empfindlichkeit nicht besitzt; wenngleich auch die Intensitätsschwankungen des Erdmagnetismus nur kleine Bruchtheile seines gesammten Betrages ausmachen, so kommen sie doch wesentlich in Betracht gegen die Differenz zwischen ihm und dem Magnetismus des astasirenden Stabmagneten, welche Differenz, um einen hohen Grad von Astasie zu erzielen, fast gleich Null zu machen ist. Bei einer derartigen Astasirung wird demnach die übrig bleibende Richtkraft, mithin auch die Empfindlichkeit mit der Intensität des Erdmagnetismus sehr merklich schwanken. — Für kleinere Temperaturdifferenzen (bis 20° Differenz) kann Proportionalität der Stromstärke mit dem Temperaturunterschied angenommen werden. Man braucht bei einem nicht astasischen Galvanometer nur einmal die Stromstärke bei bekannter Differenz zu messen, um aus jeder Beobachtung die Temperatur ableiten zu können (Graduirung). Der schwingende Magnet bewegt einen mit ihm verbundenen, von aussen sichtbaren Spiegel in gleichem Sinne. Dem Spiegel gegenüber befindet sich eine gewöhnlich auf Holz festgeklebte, in Spiegelschrift ausgeführte Papierscala in Millimetertheilung, deren Ziffern während der Schwingungen des Spiegels mittelst eines direct über der Scala aufgestellten, mit Fadenkreuz versehenen Fernrohres vom Beobachter abgelesen werden, soweit es zur Bestimmung der mittleren Ablenkung durch den Strom nothwendig ist. Sind die beobachteten Ablenkungen gering, so kann man die Stromintensität der Tangente des Ablenkungswinkels gleich setzen, deren Bogenwerth sich aus einer einfachen Formel berechnen lässt, wenn der Abstand des Spiegels von der Scala und die Spiegelablenkung in Scalentheilen bekannt sind. Bei Ablenkungswinkeln von nur einigen Graden kann man den in Scalentheilen gemessenen Ausschlag selbst als gleich mit der Stromintensität annehmen.

Zur Graduirung ist einerseits die Bestimmung aller Widerstände in dem Thermokreise erforderlich (gewöhnlich benutzt man hierzu das Wheatstone'sche Verfahren, Brückenmethode) und andererseits die Kenntniss der electromotorischen Kraft der verwendeten Thermosäule für eine gegebene Temperaturdifferenz ihrer beiden Seiten. Wählen wir ein concretes Beispiel. Es constatirte Fick als numerischen Werth für die Grösse der Spiegelablenkung, hervorgebracht durch 1° Temperaturdifferenz an den Löthstellen einfacher Neusilber Eisenelemente bei einem Widerstand in der gesammten Leitung von 1000 *mm* Rheochordlänge (ca. 2,4 Ohm) 107 Scalentheile. Ein Ausschlag von einem Scalentheil zeigte demnach für eine einfache Kette eine Differenz von ± 0,0096, abgerundet ± 0,01° an. Diese Grösse soll mit ε bezeichnet werden. Will man sich ausserdem noch von den Schwankungen in der Intensität des Erdmagnetismus unabhängig machen, so bestimmt man nach J. Rosenthal die Temperatur einer Löthstelle (T) durch zwei Ablesungen (a_1 und a_2) bei zwei verschiedenen Temperaturen, der anderen Löthstelle (t_1 und t_2) nach der Formel $T = \frac{t_2 a_1 - t_1 a_2}{a_1 - a_2}$ wobei die Vorzeichen der Ablenkungen zu beachten sind.

Bei Beginn eines Versuchs wartet man zunächst den Temperaturausgleich ab, welcher zwischen dem in die Muskelmasse versenkten mehrgliedrigen Ende der Thermosäule und

dem freien, mit einem anderen Muskelstück oder einem Bausch nassen Filtrirpapiers umhüllten Ende eintreten muss Eine absolute Stromlosigkeit stellt sich zwar nicht ein, aber ein Minimalstrom, dessen Intensität einer vorhandenen constanten Ablenkung entspricht, deren Grosse von der Ruhelage des Spiegels bei offenem Kreise (Nullpunkt) aus zu bestimmen ist. Wird zum Maasse der vorhandenen elektromotorischen Kraft ebenfalls die Ablenkung genommen, welche in einer Leitung von 1000 *mm* Rheochorddraht an der Boussole angezeigt würde, so hat man zwischen der beim Beginn des Versuches beobachteten merklich constanten Ablenkung A, der sie hervorbringenden elektromotorischen Kraft E und dem bekannten Widerstand W im gesammten Thermokreise die Gleichung (1) $\frac{1000 \cdot E}{W} = A$. Nun geschieht die Reizung des Muskels mit einer vorher festgesetzten Zahl von Inductionsschlägen. Die dadurch bedingte Temperaturerhöhung des einen Endes der Thermosäule setzt eine neue elektromotorische Kraft in den Kreis, welche in gleichem oder entgegengesetztem Sinne wie ε wirken kann. Die jetzt erfolgenden Schwingungen benutzt man zur Bestimmung der Umkehrpunkte (2 Ablesungen, besser 3 genugen), aus denen die mittlere Gesammtablenkung von der ursprünglichen Lage sich ergiebt. Diese mittlere Ablenkung vom Nullpunkt aus sei $A \pm a$, so dass a den Abstand von derjenigen Gleichgewichtslage bezeichnet, welche bei geschlossenem Kreise vor Beginn der Reizung vorhanden war. Die Gesammtsumme der elektromotorischen Kräfte zur Zeit der Reizung beträgt $E + n \cdot \varepsilon \cdot x$, wenn n die Anzahl der Säulenelemente und x die Temperaturerhöhung in Graden bedeutet. Demnach

$$(2)\ \frac{1000\ (E \pm n\,\varepsilon\,x)}{W} = A \pm a.$$

Zieht man hiervon Gleichung (1) ab, so bleibt

$$\frac{1000 \cdot n \cdot \varepsilon \cdot x}{W} = a \text{ oder } (3)\ x = \frac{W \cdot a}{1000 \cdot n \cdot \varepsilon}.$$

Hat man also den Coefficienten $\frac{W}{1000\,n\,\varepsilon}$, der lediglich von den Constanten des Apparates abhängt, einmal berechnet, so braucht man denselben nur mit a zu multipliciren um die Temperaturerhöhung in Bruchtheilen eines Centigrades zu erhalten; unter Berücksichtigung von dem Gewicht der Musculatur resp. dem des Gummistreifens und deren specifischer Wärme (die des Muskels zu 0,8, des Kautschuks zu 0,5 angenommen) ergeben sich die gesuchten Wärmewerthe in Mikrocalorien.

Nach diesen Erläuterungen wird die nachstehende Tabelle verständlich sein, welche die Ergebnisse einer Versuchsreihe darstellt, die an einer 3603 *mg* wiegenden Muskelmasse so ausgeführt wurde, dass jeder einzelne Versuch aus drei rasch aufeinander folgenden Zuckungen bestand:

(Siehe Tabelle S. 52.)

Richten wir unsere Aufmerksamkeit auf die absoluten Werthe der entwickelten Wärmemengen und heben wir zunächst den mittelsten Versuch der Reihe heraus, in welchem der Muskel unter der höchsten Spannung von 203 *g* gearbeitet hat. Es ist hier durch drei Zuckungen eine Wärmemenge von 25,6 mcal. frei geworden. Das Hauptinteresse dieser Zahl liegt darin, dass wir uns mit ihrer Hülfe eine Vorstellung

Belastung des Myographion *g*	Den Muskel spannender Antheil der Belastung *g*	Temperaturerhöhung in $\frac{1}{1000}$°	c + c' Gesammtwärme mcal.	I Arbeit des Muskels in mechanischem Maass *gmm*	c' Arbeit in calorischem Maass Mikrocalorien	c Neben der Arbeit entstandene Wärme Mikrocalorien	$\frac{c + c'}{c'}$ Verhältniss der Gesammtwärme zur Arbeitswärme	$\frac{c'}{c + c'}$ Verhältniss der Arbeitswärme zur Gesammtwärme*)
0	0	5,1	14,6	—	—	—	—	—
100	23	6,3	18,3	465	1,09	17,21	16,7	0,06
200	43	6,8	19,7	802	1,88	17,82	10,5	0,10
400	83	8,3	23,9	1420	3,34	20,56	7,1	0,14
600	123	8,4	24,2	1914	4,50	19,70	5,4	0,19
800	163	8,9	25,8	2402	5,64	20,16	4,6	0,22
1000	203	8,9	25,6	2905	6,83	18,77	3,7	0,27
800	163	9,1	26,2	2402	5,64	20,56	4,6	0,22
600	123	8,1	23,3	1914	4,50	18,80	5,2	0,19
400	83	7,6	21,9	1420	3,34	18,56	6,6	0,15
200	43	6,7	19,5	819	1,92	17,58	10,2	0,10
100	23	6,2	18,0	465	1,09	16,91	16,6	0,06
0	0	4,6	13,4	—	—	—	—	—

von dem Quantum Brennmaterial bilden können, das bei einer Muskelzuckung verbraucht wird.

3. **Für die Arbeit verbrauchtes Material.** Es gilt gegenwärtig wohl allgemein als feststehend, dass das krafterzeugende Brennmaterial in den Muskeln eine N-freie organische Verbindung ist, höchst wahrscheinlich ein Kohlehydrat; vielleicht kommt Fett ebenfalls in Betracht, verringert sich der Fettbestand unter Einfluss der Arbeit doch ganz bedeutend. Aus der Verbrennungswärme der genannten Substanzen lässt sich leicht feststellen, wie viel verbrannt werden muss, um eine Wärmemenge von 26 mcal. zu erzeugen. Bei Verbrennung eines Milligramm der Polysaccharate werden rund 4100 mcal., von Dextrose 3692 mcal. frei. Es genügt also zur Erzeugung der bei drei angestrengten Zuckungen producirten 26 mcal. die erstaunlich geringe Menge von 0,0063 *mg* Kohlehydrat von der Zusammensetzung des Glycogen oder von 0,0071 *mg* Dextrose. Von Fett würde noch weniger erforderlich sein, nämlich nur 0,0027 *mg*, da 1 *mg* Thierfett ca. 9400 mcal. Verbrennungswärme liefert. Dividiren wir die gefundenen Zahlen durch

*) Danilewsky wählt für diesen Quotienten den Buchstaben U und nennt diese Grösse »Quotient der Utilisation der Muskelkraft«. Die einfachere Bezeichnung Nutzeffect wäre vorzuziehen.

das Gewicht der Muskelsubstanz in Gramm (3,6) und die Anzahl der Zuckungen (3), so ergiebt sich, dass in einem Gramm Froschmuskelsubstanz bei einer angestrengten Zuckung nur 0,0006—0,0007 *mg* Kohlehydrat resp 0,00025 *mg* Fett zu verbrennen braucht, um den ganzen Effect hervorzubringen. Der herausgegriffene Werth entspricht dem Arbeits- und Spannungs - Maximum innerhalb der Reihe; naturgemäss genügt zu den mit weniger Anstrengung ausgeführten Zuckungen ein noch viel kleineres Quantum von Brennmaterial; der Muskel arbeitet um so sparsamer, je geringer die Belastung.

Nach diesen Ergebnissen wird man es erklärlich finden, dass ein ausgeschnittener Froschmuskel auf Kosten des in ihm enthaltenen Vorraths von Brennmaterial einige hundert kräftige Zuckungen auszuführen in der Lage ist, obwohl dieser Vorrath in jedem Gramm Muskelsubstanz nur wenige Milligramm beträgt·

Unsere auf Kenntniss der Stoffwechselvorgänge eines arbeitenden Thieres basirenden Erfahrungen gestatten die Vermuthung von einer directen Betheiligung der Eiweisskörper bei dem Umsatz chemischer Energie in Arbeit und Wärme unter gewöhnlichen Verhältnissen sofort auszuschliessen. Alle bekannten Thatsachen sprechen nur für den Zerfall N-freier Substanzen. Sind es nun Kohlehydrate oder Fette, deren Spannkraft bei der Arbeit in lebendige Kräfte umgesetzt werden, oder concurriren beide gleichzeitig? Diese Frage erheischt eine gesonderte Ueberlegung.

Schon 1845 hatte v. Helmholtz beobachtet, dass beim Tetanus die in Wasser löslichen Bestandtheile des Muskels abnehmen, die in Alkohol löslichen dagegen in vermehrter Quantität auftreten. Später zeigte du Bois-Reymond, dass, während der ruhende Muskel neutral oder schwach alkalisch reagirt, der tetanische eine deutlich saure Reaction annimmt, welche auf gebildete Milchsäure und zwar Fleischmilchsäure (Aethylenmilchsäure oder Hydracrylsäure $\begin{matrix} CH_2 \cdot OH \\ CH_2 \cdot COOH \end{matrix}$) zurückzuführen ist. Die Bildung von Milchsäure weist auf einen aetiologischen Zusammenhang zwischen Arbeit und Zersetzung eines Kohlehydrates, speciell von Traubenzucker hin. Nach Ranke und Nasse entsteht der letztere aus dem im Muskel vorräthigen Glycogen, dessen Entdeckung im Muskel A. Sanson (1857) zuzuschreiben ist. Das Auftreten von Milchsäure beweist, dass die Zerstörung des im Muskel disponiblen Zuckers nicht unter allen Umständen ein absolutes Maximum der Entropie bedingt. Es fällt dies aber für unsere Rechnung deshalb nicht ins Gewicht, weil die vom Blut aufgenommene Milchsäure schliesslich dennoch zerstört wird und zwar, wie Marcuse nachgewiesen hat, in der Leber; erst nach deren Exstirpation (bei Vögeln) tritt unveränderte Milchsäure im Harn auf. Die Theorie von der Traubenzuckerbildung aus Muskelglycogen bedarf jedoch einer Einschränkung. Wenn man sich vergegenwärtigt, dass die einer längeren Nahrungsentziehung unterworfenen Thiere nichtsdestoweniger zu arbeiten fortfahren, nachdem

das Glycogen ihrer Muskulatur nach längerem Hungern vollständig verschwunden ist (Luchsinger) und andererseits, dass das arterielle Blut trotzdem noch Traubenzucker enthält, welcher in der $3^1/_2$—5fachen Menge durch den arbeitenden Muskel zerstört wird gegenüber dem ruhenden, unter entsprechender CO_2-Steigerung des venösen Blutes (Chauveau und Kaufmann), so gewinnt man die Ueberzeugung von einer zweiten ausserhalb des Muskelgewebes gelegenen Quelle für Entstehung des Traubenzuckers. Diese auch im Hunger nicht versiegende Bildungsstätte kann nur die Leber sein, welche im Hunger Kohlehydrate nicht mehr in Form von Glycogen aufspeichert, sondern eine den Anforderungen des arbeitenden Muskels entsprechende Menge Traubenzucker direct in das Blut entsendet, wie aus der Steigerung des Traubenzuckergehaltes des Blutes während der Muskelthätigkeit hervorgeht. Wie Chauveau und Kaufmann feststellten, bleibt der Zuckergehalt hungernder Thiere im Blute und der Lymphe bis zum Tode nahezu constant; wenn derselbe kurz vor dem Verenden aus den Ernährungsflüssigkeiten verschwindet dann tritt die von Chossat als prämortale Abkühlung charakterisirte Erniedrigung der Körpertemperatur ein. Stirbt das Thier vor eingetretenem refroidissement, so findet sich noch Glycose im Blut und Lymphe. Das Quantum der bei der Arbeit verbrauchten Glycose in Erfahrung zu bringen, gelang bei den zuerst am M. masseter des Pferdes ausgeführten Untersuchungen durch die genannten Autoren eigenthümlicher Verhältnisse wegen nicht. Es stellte sich nämlich sehr bald heraus, dass die dem Muskel mit dem arteriellen Blut zugeführte Menge von Traubenzucker im Muskelgewebe schon in der Ruhe eine Veränderung erleidet. Die in der Vena masseterica (veine maxillo-musculaire) enthaltene Zuckerquantität erscheint dem Gehalt des arteriellen Blutes gegenüber vermindert. Nach der durch Kauen bei der Futteraufnahme des Versuchsthieres geleisteten Arbeit des M. masseter fand sich anderseits eine grössere CO_2-Menge im venösen Blut als aus dem im Muskel verschwundenen Zucker entstanden sein konnte. Im Ruhezustand büssten 1000 *ccm* Blut auf ihrem Wege durch den Muskel innerhalb eines bestimmten Zeitraumes 115 *mg* Glycose, einem C-Gehalt von 41,8 *mg* entsprechend, ein. Eine vollständige Verbrennung dieses Kohlestoffquantums erfordert 111,48 *mg* Sauerstoff. Thatsächlich belief sich aber der Sauerstoffverbrauch auf 145 *mg*, so dass man annehmen könnte, die Differenz von 34 *mg* sei zur Oxydation von Substanzen verwendet, welche den Kohlehydraten nicht zugehören. Es trifft diese Annahme jedoch nicht vollständig zu. Eine Analyse zweier demselben Thier entnommene Muskelstücke, von denen das eine dem linken ausgeruhten Masseter entstammte, das andere dem rechten nach halbstündigem gleichmässig einseitigen Kauen entnommen war, ergab einen höheren Glycogengehalt des ausgeruhten um 0,2—3 *g* pro Kilogramm Muskel. Es konnte demnach in der Ruhe nicht die gesammte Glycose an der Verbrennung betheiligt sein, da auf Kosten des Traubenzuckers eine Glycogenaufspeicherung im ruhenden Muskel stattfindet.

Während der Arbeit des Kaumuskels tritt eine Beschleunigung des Blutstroms um das dreifache ein. Innerhalb derselben gemessenen Zeit durchströmten den thätigen Muskel 3000 *ccm* Blut unter Verlust von 388 *mg* Glycose mit 141 *mg* C; wir wollen vorläufig annehmen, es werden diese Quantitäten vollständig verbrannt und unmittelbar zu CO_2 umgewandelt.

Die Verbrennung würde 376,23 Sauerstoff benöthigen. In Wirklichkeit beläuft sich der Sauerstoffverbrauch indess auf 577 *mg*, so dass ca. 200 *mg* zur Verbrennung anderweitiger nicht den Kohlehydraten zugehörenden Substanzen übrig blieben. Es ist jedoch dieser bedeutende Rest zu reduciren, weil zu der bei der Arbeit verschwindenden Zuckerquantität von dem im Muskel vorräthigen Glycogen ein Zuschuss geleistet wird.

Noch genauer die quantitativen Beziehungen zwischen den chemische Spannkraft führenden Substanzen und der Arbeit zu ermitteln blieb einer zweiten Untersuchung vorbehalten, zu welcher der M. levator labii superioris proprius (releveur propre de la lèvre) als geeignetes Object diente. Den ruhenden Muskel passirte in einer Minute ein Blutquantum von 0,175 Gewichtstheilen des Muskels unter Verlust von 0,0000069 Gewichtstheilen O und Production von 0,0000019 Gewichtstheilen CO_2. Diejenige Blutmenge, welche in einer Minute den an der Arbeit der Futteraufnahme betheiligten Muskel durchströmte, erreichte in diesem Falle das 5fache der ursprünglichen Menge, nämlich 0,850 Gewichtstheile des Muskels, wobei 0,000141 O verbraucht und 0,000067 CO_2 producirt wurden. Im Verhältniss zu dem Kohlenstoffgehalt der aus dem Blutstrom verschwundenen Glycose überwiegt der C-Gehalt, welcher in der Kohlensäure des venösen Blutes wieder erscheint um 0,000051 Muskelgewichtstheile. Ueber die Art der Vertheilung dieses oxydirten C-Ueberschusses auf das im Muskel in Form von Glycogen aufgespeicherte Kohlehydrat und eventuell verbrauchtes Fett resp. das im Bedarfsfalle zerstörte Plus an N-haltiger Substanz (Ansteigen der N-Ausfuhr nach Arbeit bei unzweckmässiger Ernährung cf. Bd. I, S. 103) lässt sich zur Zeit befriedigende Auskunft nicht geben. Voit fand im thätig gewesenen Muskel weniger Kreatin und Kreatinin. Ob Fett überhaupt bei der Muskelcontraction direct durch seinen Zerfall betheiligt ist, steht noch dahin. Scelkow constatirte zwar eine Abnahme der Fettsäuren, andere Gründe sprechen jedoch mehr für eine indirecte Betheiligung der Fettsubstanz an der Contraction. Von Seegen gewonnene Versuchsresultate machen es wahrscheinlich, dass von aussen zugeführtes Fett an der Aufspeicherung von Leberglycogen betheiligt sein kann. Da bei hungernden Thieren der Procentsatz des Muskelglycogens, wie die Untersuchungen von Weiss ergeben haben, sich einige Zeit fast unverändert erhält, das Körperfett im Hungerzustand aber abnimmt, so besteht möglicherweise ein Zusammenhang zwischen der zuckerbildenden Thätigkeit der Leber und der Verminderung des Körperfettes; auf dieselbe Quelle könnte man den von Chauveau auch beim Hungerthier consta-

tirten Zuckergehalt des Blutes zurückführen, zu deren Speisung ausser dem Fett eventuell auch das aus zerfallenem Organeiweiss herstammende Material beitragen dürfte.

Dass aber auch die Bildung des Muskelglycogen von der Leberthätigkeit abhängt, demonstrirte M. Laves durch Leberexstirpation bei Hühnern und Gänsen. Die Untersuchung eines vor Leberexstirpation excidirten Pectoralmuskels bei der Gans ergab beispielsweise 0,544 pCt. Glycogen, 9 Stunden nach Exstirpation der Leber 0,1 pCt. Da selbst nach 3—5tägigem Hungern die Pectoralmuskeln intacter Thiere 0,2 bis 0,3 pCt. Glycogen enthielten, so kann die Ursache für das Schwinden des Glycogens nach der Leberexstirpation nicht in dem Mangel an Nahrungszufuhr bei den operirten Thieren gesucht werden. Injection von Traubenzucker in das Blut entleberter Thiere bewirkte keine Vermehrung des Muskelglycogen.

4. **Vorgänge im blutdurchströmten Muskel.** Die Wärme bildenden Vorgänge im isolirten Froschmuskel und dem blutdurchströmten Muskel des Warmblüters lassen sich, wenn wir von den vorangegangenen Erörterungen weiter schliessen wollen, nicht miteinander identificiren. In einem aus dem Thierkörper entfernten Muskel kann es sich nur um einen stetigen Zerfall der Spannkraft führenden Substanzen handeln. Ist aber ein Muskel in den Blutstrom eingetaucht, so entnimmt er demselben unaufhörlich Kohlehydrat, auf dessen Kosten sich der Aufbau einer unzweifelhaft vorhandenen complicirten chemischen Verbindung vollzieht. Dieser Process ist höchst wahrscheinlich nicht thermisch indifferent. Wir haben vielmehr guten Grund anzunehmen, dass bei dieser, bisher ihrer Natur nach unbekannten Synthese unter Betheiligung des vom Oxyhämoglobin gelieferten Sauerstoffs positive Wärmetönung auftritt. Im Muskel findet sich, wie bekannt, der Sauerstoff nicht mehr in lockerer Bindung, er entwickelt sich aus demselben nicht mehr ins Vacuum, wie aus dem Blute. Den Gesetzen der Thermochemie gemäss muss bei der Verkettung des O mit C- und H-Atomen, welche ihrerseits in das Molecül des Brennmaterials eintreten, ein gewisses Wärmequantum erzeugt werden. Das Vorkommen synthetischer Processe im Muskel findet eine weitere Stütze in den aus Ludwigs Laboratorium hervorgegangenen Untersuchungen, nach welchen der ruhende Muskel dem arteriellen Blute mehr O entzieht als er dem venösen in Form von CO_2 mittheilt. Der thätige Muskel giebt eine Kohlensäuremenge an das Blut ab, deren O-Gehalt grösser ist als die Sauerstoffmenge, die er während derselben Zeit aus dem Blute aufnimmt, Thatsachen, aus denen sich die Befunde von Chauveau und Kaufmann zum Theil erklären.

5. **Verhältniss der Arbeit zur Gesammtwärme.** Kehren wir zu dem Ausgangspunkt unserer Betrachtungen, dem unter hoher Spannung arbeitenden Froschmuskel zurück und suchen wir auf S. 52 den in der 9. Columne rubricirten zugehörigen Werth des Verhältnisses der Arbeit zur Gesammtwärme auf, so lesen wir die Zahl 0,27 ab, d. h. in Procenten ausgedrückt,

von 100 Theilen aus chemischer Spannkraft entwickelter thermischer Energie wandeln sich bei der Arbeit unter den gegebenen Bedingungen 27 Theile in mechanische Energie um. Aus sämmtlichen von Fick angestellten Versuchen, welche in extenso an dieser Stelle nicht mitgetheilt sind, ergiebt sich im günstigsten Falle 28,6 pCt. Sehen wir zu, welche Resultate die Untersuchungen von Chauveau und Kaufmann zeitigten. Operirt wurde wieder mit dem Levator labii superioris proprius eines Pferdes. Durchschneidung des linksseitigen Ramus zygomaticus von N. facialis (N. buccalis superior Gurlt, branche naso-labiale du nerf facial) hatte eine Lähmung des zugehörigen Lippenhebers herbeigeführt. Während des Kauens functionirte nur der intacte Muskel der rechten Seite. Zur Temperaturmessung bediente sich Chauveau der thermoelectrischen Methode. Die in den Muskel versenkten einfachen, möglichst feinen Thermonadeln befanden sich durch Nähte auf der Haut befestigt in gesicherter Lage. Nach Herstellung der leitenden Verbindung mit dem Galvanometer gab der Spiegel einen Ausschlag von 20—50 Scalentheilen, welche sich mühelos auf Centigrade reduciren liessen, da die Constanten des Apparates bekannt waren. Indem man die ermittelte Temperaturerhöhung mit dem Gewicht des Muskels und der den Muskel in gegebener Zeit durchsetzenden Blutmasse multiplicirte, fand man die neben der Arbeit producirte Wärmequantität ausgedrückt in Millionstel-Cal. Der rechte Muskel nahm im Moment, wo das Thier seine aus Hafer bestehende Nahrung zu verzehren anfing, eine um 0,42° höhere Temperatur an. Jetzt durchschnitt Chauveau die lange rundliche Sehne des Muskels, so dass derselbe, ohne Arbeit zu leisten, sich contrahiren musste. In Folge der effectlosen Contraction stieg die Temperatur des nicht paralysirten Muskels um 0,47°. Als Mittelwerth der Temperaturzunahme gegenüber den vorgängigen mit intacter Sehne ausgeführten Contractionen ergiebt sich nach der Sehnendurchschneidung eine um 0,05° höhere Steigerung.

Der calorische Werth für eine Minute Arbeit und ein Gramm erwärmte Masse (Muskel + Blut) betrug bei effectloser Contraction 0,000323 Cal., bei normaler Arbeit 0,000289 Cal. Die Wärmemenge, welche zu äusserer Arbeit verbraucht wurde, entspricht demnach dem Unterschied der beiden soeben angegebenen Wärmequantitäten d. h. einen Werth von 0,000034 Cal. Die Differenz bewegte sich im Allgemeinen innerhalb 0,000034 bis 0,000041 Cal. Es variirte somit das Verhältniss des Wärmewerthes der Arbeit zu dem Gesammtwerth der bei effectloser Contraction producirten Wärme zwischen 10 und 7,9 pCt. Mit diesem Resultate begnügten sich die genannten Forscher noch nicht Um eine Controle zu ermöglichen, bestimmten sie mittelst eines Dynamographen, dessen Curven vorher empirisch ausgewerthet waren, die Arbeit direct nach mechanischem Mass. Ein Gramm Muskelsubstanz lieferte pro Minute ca. 13—15 Grammmillimeter Arbeit, 31—35 Millionstel Cal., Wärmewerthe, welche mit der auf autocalorimetrischem Wege

erhaltenen Grösse 34—41 Millionstel Cal. so genau übereinstimmen, als sich bei den complicirten Messungsmethoden überhaupt erwarten lässt.

6. **Factoren, von denen der Nutzeffect abhängt.** Der Muskel eines Warmbluters arbeitet mit 10 pCt., der eines Kaltblüters mit 27 pCt. Nutzeffect. Sollte das Verhältniss wirklich ein durchgreifendes sein? Chauveau bemerkt, dass entsprechend dem Ernährungszustand und der Art der Function des Muskels der Nutzeffect beträchtlichen Schwankungen unterworfen sei.

a) Eine der Bedingungen, von denen dieser Werth abhängt, ergiebt sich aus der Betrachtung der Fick'schen Tabelle. Auch hier finden wir einen Nutzeffect von 10 pCt. und darunter bei einer Verminderung der Spannung von 203 *g* auf 43 resp. 23 *g*. Eine Abnahme der Spannung, unter welcher ein Muskel arbeitet, vermindert den Nutzeffect, aber auch, wie wir der Tabelle entnehmen konnen, den Gesammtumsatz der chemischen Energie. Erinnern wir uns an die anatomischen Verhaltnisse des von Chauveau benutzten Lippenhebers, so wird sofort klar, dass wir es mit einem Muskel zu thun haben, dessen natürliche Spannung im Vergleich zu anderen, an zwei Knochen befestigten Muskeln gering ist, es lässt sich derselbe sogar mit der Hand leicht aus seiner Lage verschieben; jedenfalls wird man bei anders fixirten Muskeln einen grösseren Nutzeffect zu erwarten haben. Das Abhängigkeitsverhältniss der Arbeitswärme und der Gesammtwärme von der Muskelspannung lässt sich auch durch den reciproken Werth von $\frac{c'}{c + c'}$ ausdrücken, wie dies in Columne 8 geschehen ist. Eine Durchsicht der dort angeführten Zahlen führt auf den durch Versuche von Lukjanow (am extensor cruris quadriceps des Hundes ausgeführt) bestätigten Satz: Das Verhältniss von Gesammt- zur Arbeitswärme bei unveränderlichem Reiz und veränderlicher Spannung wandert durch ein Minimum, welches auf den Ort der grossten Arbeit fällt. Bei maximaler Spannung während der Contraction, wie derselbe erreicht wird durch Fixirung des freien Muskelendes (geringste äussere Arbeit), erfolgt das Maximum der Erwärmung (Béclard). Ein derartiger Zustand besteht während des Starrkrampfes, in welchem die heftig contrahirten Muskeln sich das Gegengewicht halten. Hunde, die man durch Faradisirung von der Subcutis des Rückens aus in anhaltenden Tetanus versetzt, verenden sogar durch Steigerung ihrer Korpertemperatur bis zu einer tödtlichen Höhe (44—45°, Leyden, Richet). Parallel mit dieser hohen Wärmebildung geht eine bedeutende Sauerung und Production von Alkoholextractivstoffen im Muskelgewebe.

b) Versuche von Fick über die Wärmeentwickelung im Muskel bei verschiedenen, von der Zimmertemperatur wesentlich abweichenden Wärmegraden, wiesen die von vornherein anzunehmende Einwirkung der Temperatur auf die Intensität der chemischen Processe im Muskel bestimmt nach. Verglichen wurde die Wärmeentwickelung des Muskels, wenn derselbe entweder isotonische (bei einer während der

Contraction gleichbleibenden Spannung, aber bei veränderlicher Länge, erhaltene) oder isometrische (bei unveränderlicher Länge aber wechselnder Spannung gewonnene) Zuckungen bei weniger als 10° und bei mehr als 27° ausführte. Es zeigte sich, das im Allgemeinen unter sonst gleichen Umständen Erhöhung der Temperatur den chemischen Process im Muskel steigert. Hierbei entsprach aber der grösseren Wärmebildung keineswegs eine grössere Arbeitsleistung. Die Zuckungshöhen waren beim kühleren Muskel ebenso gross wie beim warmen. Ausserdem zeigte sich das merkwürdige Verhalten, dass die Warmeentwickelung bei isotonischem Zuckungsverlauf weit lebhafter vor sich ging als bei isometrischem, während bei niederen Temperaturen die Wärmebildung im isometrisch zuckenden Muskel diejenige im isotonisch sich contrahirenden bedeutend übertraf.

c) Ueber das Verhalten des Quotienten $\frac{c'}{c + c'}$ bei gleicher Belastung aber ungleich starken Reizen gewährt die S. 52 mitgetheilte Fick'sche Tabelle keinen Aufschluss. Anderweitige Erfahrungen haben gelehrt, dass mehrere schwache Reize durchschnittlich weniger Wärme auslösen als ein starker, und dass dessen ungeachtet die Summe der Hubhöhen des schwächer erregten*) Muskels grösser werden kann als die einzige des kräftiger zuckenden. Hieraus könnte man schliessen: der Quotient aus der Arbeits- in die Gesammtwärme falle bei einer einzelnen schwachen Reizung grösser aus als bei einer starken.

Diese Anschauung scheint durch Versuche von Nawalichin eine Bestätigung gefunden haben, welcher anstatt mit nadelförmigen Thermoelementen mit der von Heidenhain benutzten 16 Elemente zählenden Wismuth-Antimonsäule arbeitete. (Rechteckiger Querschnitt, Hohe von 10 *mm*, Breite von 5 *mm*.) Diese Säule wurde mit einem Froschmuskel dergestallt in Verbindung gebracht, dass sie demselben dicht anlag, seinen Bewegungen bei der Zusammenziehung mit Leichtigkeit folgte und bei jeder Belastungsgrösse mit gleicher Kraft sich dem Muskel andrückte. Die Hubhöhen wurden vom Muskel auf der Glastafel eines Pflüger'schen Myographion selbsthätig aufgeschrieben.

Es hatte sich nun gezeigt, dass mit steigender Grösse der Erregung die Temperatur des Muskels schneller zunahm als die Höhe, auf welche derselbe das ihm angehängte Gewicht brachte. Man darf indess nicht übersehen, dass bei einem Theil dieser Versuche mit Zunahme der Reizstärke auch die Contractionsgrösse anstieg, kurz, dass es sich um untermaximale Zuckungen handelt. War die Reizstärke erreicht, welche eine maximale Zuckung auslöste, so bedingte ein weiteres Wachsen derselben ebensowenig ein Steigen der Wärmeentwickelung wie der Verkürzungsgrösse. Dieses Ergebniss hat durchaus nichts Auffallendes, denn die maximale Zuckung erscheint als der Ausdruck eines inneren, explosionsartig verlaufenden chemischen Processes, welcher zwar durch äussere Umstände (Spannung resp. Gewicht der Belastung, Heben,

---

*) Den denkbar günstigsten Nutzeffect, 44 pCt., erzielte Danilewsky mit schwächsten in der Nähe des Schwellenwerthes gelegenen Reizungen.

Werfen oder Schwingen der Last, Ed. Weber, A. Fick, J. v. Kries) beeinflusst wird, aber unter gleichen äusseren Verhältnissen von der Reizstärke, falls sie nicht untermaximal ist, durchaus unabhängig verläuft. Darauf lässt die maschinenmässige Genauigkeit schliessen, mit welcher sich unter gleichen äusseren Umständen der ganze Verlauf der maximalen Zuckung wiederholt, mag sie durch einen eben ausreichenden oder durch einen übermässig grossen Reiz ausgelöst sein. Unter Lukjanow's Experimenten finden sich andererseits einige, welche beweisen, dass der Arbeitseffect bei schwacher Reizung keineswegs günstiger sein müsse als bei starker.

In einer Versuchsreihe wurde die Muskelgruppe abwechselnd leichter und schwerer belastet und jedesmal entsprechend dem geringeren Gewicht schwächer, bei angehängtem grösseren Gewicht stärker gereizt. Die Reizung geschah mittelst eines Ludwig'schen Schlagwählers, einem Apparat, welcher es ermöglicht, eine bestimmte Anzahl von Oeffnungs- oder Schliessungsinductionsschlägen in gleichmässigen Intervallen von beliebig regulirbarer Zeitdauer auf den in den Stromkreis eingeschalteten N. cruralis einwirken zu lassen. In beiden Fällen wurde die Reizung so oft wiederholt, bis die Säule eines feinen, zwischen Vastus internus und Rectus femoris eingeschobenen Thermometers um einen im voraus bestimmten Grad gestiegen war. Um einen gleichen Zuwachs der Temperatur zu erzielen, bedurfte es für jede Art der Reizung einer ungleichen Zahl von Zuckungen. Da neben der Zahl der Zuckungen die Wärmemenge*) und die durch ein eigens zu dem Zweck construirtes Hebelwerk graphisch dargestellte Arbeit bekannt war, so liess sich die mittlere Leistung einer Zuckung finden.

Es ergab sich, dass der stärker gereizte und belastete Muskel mit grösserem Nutzeffect gearbeitet hatte. Wenn diese Beobachtung sich bestätigen sollte, so würde die grosse Vollkommenheit in der Einrichtung des lebenden Muskels noch mehr hervortreten; für jede Reizstärke wäre die Möglichkeit günstiger Arbeit gesichert.

d) In ganz eigenthümlicher Weise beeinflusst die Ermüdung den mechanischen Nutzeffect des arbeitenden Muskels. Aus den Untersuchungen Heidenhain's lässt sich nämlich entnehmen, dass ein durch vorangegangene Arbeit angestrengter Muskel unter sonst gleichen Umständen weniger Wärme entwickelt als ein nicht ermüdeter, ohne dass ein Ausfall an mechanischer Arbeitsleistung in Folge der Ermüdung zu constatiren wäre. Der zu nutzbarer Arbeit verwendete Procentsatz des Gesammtquantums verbrauchter chemischer Energie nimmt bei der Ermüdung somit zu. Weitergehende Aufschlüsse über die näheren obwaltenden Verhältnisse verdanken wir R. M. Smith und Lukjanow.

Um den Betrag an Wärme, welchen der Reiz im Muskel auslöst, möglichst unverfälscht zu ermitteln, wurde die Aorta descendens thoracica vor und während der Herbeiführung der Erregung nach einer von Ludwig, Smith und Stolnikow ausgebildeten Methode, durch einen an nachgiebigem Katheter (von 2 *mm* Durchmesser) befestigten, elastischen, mittelst 0,5 pCt. Kochsalzlösung aufgeblähten Stopfbeutel ver-

*) Lukjanow multiplicirt mit 0,8 nur das Muskelgewicht allein; die Berechtigung hierzu ist aus der Untersuchung des Muskels nach künstlich herbeigeführter Absperrung des Blutstroms herzuleiten.

schlossen. Entleerung der Flüssigkeit stellt die Wegsamkeit der Aorta wieder her. Die Einführung des Stopfbeutels geschah von der A. axillaris sinistra aus.

Ein von Blut durchströmter lebendiger Muskel erträgt allerdings länger dauernde Reize, ohne seine Hubfähigkeit einzubüssen und erholt sich weit rascher und vollständiger als ein solcher, welcher den Blutwechsel entbehrt, aber auch der blutleere ermüdete Muskel gewinnt durch Ruhe einen Theil seiner Hubfähigkeit wieder und bleibt für mehrere aufeinanderfolgende Versuche brauchbar.

Es müssen im Innern des Muskels Stoffe vorhanden sein, die sich im Verlaufe der Zeit aus trägen in reizbare verwandeln. Obwohl auch sie aus dem Blute stammen, so wird doch zu ihrer Ergänzung eine stetige Berührung von Muskel und Blut nicht gefordert werden, wenn auch, wie wahrscheinlich, ihre Anhäufung oder ihre Umbildung durch das anwesende Blut begünstigt wird. Als verschieden hiervon darf die Wirkung des Blutes gelten, welche dem Muskel eine grössere Dauerhaftigkeit seiner Leistungen während einer fortgesetzten Reizung sichert; sie kann nur als eine stetige und unmittelbar eingreifende angesehen werden.

Das, was für den Hub gesagt wurde, gilt auch für die Wärmebildung, denn als Smith die Temperatur eines gleich stark gereizten Muskels einmal während Durchspülung seitens des Blutstroms, zum andernmal nach Ausschaltung aus dem Kreislauf mass, fand er, dass der stromlose Muskel sich weniger erwärmt und geringere Wärmemengen liefert als der durchströmte.

Beide Fähigkeiten, das Vermögen, Arbeit zu leisten und jenes, Wärme zu produciren, reichen nur bis zu einer gewissen Grenze. Bei ununterbrochenem Blutstrom bewahrt die Reizung ihren Contractionen auslösenden Effect bis auf Stunden hin, wobei die Temperatur des Muskels um mehrere Grade ansteigen kann, trotz der stetigen Abkühlung durch das strömende Blut. Im blutleeren versagt schon nach einigen Minuten die fortgesetzte Reizung; die Temperatur nimmt trotz der fehlenden Ableitung von Wärme meist nur um Zehntel, selten um einen vollen Grad zu. Fortgesetzte Reize erweisen sich in beiden Beziehungen als wirkungslos. Der Muskel ist arbeitsmüde und wärmemüde geworden. Im stromlosen Muskel sowohl wie im durchströmten, begleitet die Wärmebildung die Contraction, so dass beide gleichzeitig anheben und erlöschen, aber die qualitative Uebereinstimmung berechtigt noch nicht zur Annahme einer quantitativen.

Ausser den von Heidenhain, A. Fick und Blix am ausgeschnittenen Froschmuskel gemachten Beobachtungen, liegen solche von Lukjanow an den bekannten Muskeln des Hundes angestellte vor, welche übereinstimmend bekunden, dass unter Ausschluss des Blutstroms eine fast wärmelose Arbeit möglich ist. Bei einer Reizung des Säugethiermuskels, die ohne Unterbrechung durch Ruhezeiten fortschreitet, markirt sich dies in ausgeprägter Weise. Unter günstigen Bedingungen sind mehrere hundert Zuckungen zu erzielen, ohne dass

im Thermometer die geringste Bewegung sichtbar wird. Durchweg ist die Arbeit der sogenannten wärmelosen Zuckungen gering im Vergleich zu den im Anfang der Reizug auftretenden, doch nicht geringer als die am durchströmten Muskel unter schwächstem Reize ausgelösten, welche stets mit Bildung von Wärme einhergehen. Vielfach pflegt man die wärmefreien Contractionen als die sparsamsten zu bezeichnen, da sie unter Aufwendung kleiner Quantitäten chemischer Energie mit hohem Nutzeffect verlaufen, doch sind sie auch die kraftlosesten, ungeachtet der starken Reize, denen sie ihr Entstehen schulden. Eine kraftvolle Zusammenziehung sehen wir niemals anders auftreten als in Verbindung mit Wärmeentwickelung, weshalb wir auch annehmen dürfen, dass unter die nothwendigen Bedingungen ihres Entstehens die weniger sparsame Umsetzung chemischer Energie zähle.

Da wir wissen, dass der durchströmte Muskel in der Befähigung, Wärme zu bilden, und in der Nachhaltigkeit der Contraction dem stromlosen überlegen ist, so bleibt nur noch zu unterscheiden, in welchem Verhältniss unter dem Zufluss des Blutes Hub und Wärme gewachsen sind. Im Mittel aus 4 Versuchen, von Smith ausgeführt, bei einer jedesmaligen Dauer der maximalen Reize von 1 Minute, zuerst am abgesperrten, sodann am durchströmten Muskel nach eingetretener Erholung stellt sich das Verhältniss der Temperatur des stromlosen zum blutdurchtränkten auf 1 : 3*), das Verhältniss des Hubes auf 1 : 1,1. Trotz ungünstiger Berechnung leuchtet der Einfluss des Blutstroms auf die relative Steigerung der Wärmebildung ein. Wenn statt eines ausgeruhten ein vorher durch Arbeit und Entbehrung des Blutstroms ermüdeter Muskel unter dem erneuten Zutritt des Blutes erregt wird, dann kehren sich die Verhältnisse in der Regel um. Die zur Erklärung dieser Erscheinungen bisher unternommenen Versuche sind wohl als verfrüht zu betrachten. Bevor unsere Kenntnisse über das bei der chemischen Umsetzung explosiver Substanzen obwaltende Verhältniss zwischen Arbeit und Wärmewerth nicht eine gründliche Bereicherung erfahren haben, entbehrt jede diesbezügliche Theorie einer sicheren Stütze.

e) Von einschneidender Bedeutung auf den Umfang und den Verlauf der Wärmebildung im Verhältniss zur Arbeitsleistung ist auch die Zeitfolge gleich starker Reize. Heidenhain erwähnt beiläufig, dass die Wärmeentwickelung im Muskel durch Steigerung der Frequenz tetanisirender Inductiosschläge nicht ansteigt, wenn die mechanische Leistung durch dieselbe nicht weiter vermehrt wird, d. h. das Maximum des Tetanus schon erreicht ist, eine Meinung, welcher Fick ebenfalls beipflichtet.

Desgleichen constatirte Bohr durch Erzeugung maximaler Tetani

*) Weil die den Muskel in der gegebenen Zeit durchsetzende Blutmenge nicht bestimmt wurde, lässt sich die gebildete Wärmemenge nicht berechnen. Wäre dies ermöglicht, so würde das Uebergewicht der Wärmebildung des durchströmten Muskels jedenfalls noch stärker hervortreten.

von 0,35—2,0 Secunden Dauer stets gleichbleibende Temperaturerhöhung unabhängig von der in einer Secunde ertheilten Zahl der Reize. Für kurz dauernden Tetanus behält nach diesen übereinstimmenden Resultaten verschiedener Untersucher auch jetzt noch der von Fick formulirte Satz seine Gültigkeit: Die auf jeden Reizanstoss entwickelte Wärmemenge ist umgekehrt proportional der Frequenz oder direct proportional dem Zeitintervall, welches zwischen zwei Inductionsschlägen gelegen ist. Neben dieser für kurze Zeit bestehenden Tetanus gültigen Regel besteht jedoch für längere Reizungsdauer eine andere. Bei Tetanus von mindestens einer Minute Dauer erzeugt die Reizung mit einer grösseren Frequenz der Schläge in der angegebenen Zeit geringere Wärmebildung, als Reizung mit verminderter Frequenz. Mittlere Reizfrequenz von 2076 Schlägen pro Minute (Intervall der Einzelschläge 0,028 Secunden) bewirkten in einem Versuche Lukjanow's eine mittlere Temperatursteigerung des stromlosen Extensor cruris quadriceps um 0,09°, die Reizfrequenz 1047 (Intervall 0,057 Secunden) eine solche von 0,12°. Für länger dauernde Tetanus würde der Satz demnach lauten müssen: Die auf jeden Reizanstoss entwickelte Wärmemenge nimmt mit wachsender Reizfrequenz in höherem Grade ab, als der Frequenzzunahme entspricht, oder mit anderen Worten: bei einer Verdoppelung der Reizintervalle (von 0,028 auf 0,057 Secunden) nimmt die Wärmeentwickelung nicht in demselben, sondern in gesteigertem Maasse zu. Die auf den Einzelreiz entfallende Temperatur hebt sich von 0,000045° auf 0,00012°, also um das Dreifache. In beiden Versuchen handelte es sich immer noch um maximalen Tetanus*), was besonders hervorzuheben ist, weil ein Froschmuskel bei einem Reizintervall von ca. 0,06 Secunden nicht mehr stetig tetanisirt zu werden pflegt. Die mit 900 g belastete Muskelgruppe des Hundes contrahirte sich bei den Reizintervall von 0,057 Secunden auf 20,3 *mm*, bei 0,028 Secunden auf 20,6 *mm* Hubhöhe. Die Verlängerung der Reizintervalle erreicht bei einer über Secunden ausgedehnten Schlagfolge rücksichtlich der Wärmeproduction eine Grenze, über welche hinaus eine Zunahme des Wärmequantums auch bei weiterem Wachsen des Reizintervalls nicht mehr erfolgt. Bei einer Verminderung der Reizfrequenz bis zu dieser Grenze kann selbstredend

*) Die willkürliche Bewegung ist gleichfalls tetanischer Natur, selbst die kürzeste Einzelbewegung erfordert zu ihrem Zustandekommen mindestens 4 aufeinanderfolgende Reize. Der Rhytmus der physiologischen Innervation schwankt beim Menschen zwischen 8—40 Erregungsanstössen pro Secunde, mit einem Reizintervall von 0,125—0,025 Secunden. Starke, mit grosser Kraftentwickelung einhergehende Anstrengungen sind mit niedriger Reizfrequenz, leichte, mit Schnelligkeit vollführte, mit hoher Reizfrequenz verbunden (J. v. Kries). Horsley und Schäfer sahen bei elektrischer Reizung verschiedener Theile des Centralnervensystems warmblütiger Versuchsthiere die Extremitätenmuskeln in eine Thätigkeit gerathen, welche meist Oscillationen im Rhytmus von etwa 10 pro Secunde erkennen liessen, unabhängig von der Frequenz der elektrischen Reize.

von einem glatten Tetanus nicht mehr die Rede sein; schliesslich löst sich auch der unvollständige Tetanus in Einzelzuckungen auf.

Vergleicht man zwei Versuche, in denen der mechanische Effect des Tetanus nicht genau gleich und maximal ist, so findet man die Wärmeentwickelung, mithin auch die gesammte umgesetzte chemische Energie, grosser in dem Versuche mit der grösseren Verkürzung bei gleicher Belastung.

Die Zeit, innerhalb welcher die Wärmeentwickelung nach dem Reiz eintritt, ist für quergestreifte und glatte Muskeln verschieden. Für erstere giebt M. Mendelsohn auf Grund von thermo-elektrischen Versuchen, die mit Hülfe des Bernstein'schen Rheotoms ausgeführt wurden, an, dass der Beginn der Warmebildung schon in die Latenzzeit fällt. Während des Stadiums steigender Energie dauert die Wärmeproduction fort und sinkt während der Erschlaffung auf Null. — An glatter Musculatur des Frosches (aufgeschlitzter Froschmagen mit Fick'scher Thermosäule armirt) beobachtete Danilewsky erst viele Secunden nach einmaligem Inductionsschlag eine Ablenkung des Boussolespiegels. Der Grad der Ablenkung war minimal (2—3 Scalentheile entsprechend 0,00023—0,00035° C.), stieg aber nach tetanisirenden Strömen auf das zehnfache und mehr. Die Wärmeentwickelung überdauert — parallel dem Contractionszustande — noch längere Zeit den Endpunkt der Reizung.

f) Endlich möge auch noch der elastischen Eigenschaften des Muskels gedacht werden, welche an der Arbeitsleistung und Wärmeentwickelung einen gewissen Antheil haben. Eine kurze Betrachtung dieser Eigenschaften verschafft uns auch über die Ursache der ungleichen Wärmeentwickelung bei nicht maximalem Tetanus einige Aufschlüsse. Der sich contrahirende Muskel ändert bekanntlich seine Elasticität; mit steigender Verkürzung nimmt die elastische Kraft ab, seine Dehnbarkeit zu. Wenn der Muskel ein bestimmtes Gewicht um 12 *mm* hebt, so ist zwar, wie Nawalichin ausführt, die äussere Arbeit für jedes Millimeter der Hubhöhe dieselbe, trotzdem wird aber die Leistung der gleichen äusseren Arbeit für jede folgende Längeneinheit der Hubhöhe eine grössere Summe contractiler Kräfte erfordern als für jede frühere, da der Muskel selbst bei fortschreitender Verkürzung seine elastischen Eigenschaften im Sinne einer Zunahme seiner Dehnbarkeit ändert. Auf das Gewicht, an welchem der Muskel angreift, wirken bei eintretender Verkürzung die contractilen wie die elastischen Kräfte des Muskels ein. Die Contractilität wird durch die Elasticität so lange unterstützt, bis der Muskel diejenige Länge erreicht hat, welche man nach Ed. Weber als »natürliche Länge im unthätigen Zustand» bezeichnet, d. h. jene Länge, welche der unthätige Muskel im unbelasteten Zustande annimmt. In diesem Augenblick sind die vorher gedehnten passiven Gewebsbestandtheile des Muskels (Perimysium, Sarkolemma, passive Theile des Primitivbündel-Inhaltes, Gefässe) entspannt. Bei weiterer Verkürzung tritt ein Zusammendrücken derselben ein, deren Grösse mit dem Grade

der Verkürzung wächst. Während also vorher die contractilen Kräfte der Muskelfasern durch elastische Kräfte bei der Hebung des Gewichtes unterstützt wurden, finden sie jetzt an den letzteren sogar Widerstände. Denkt man sich den Arbeitswerth c' als Summe der contractilen (c'_1) und der elastischen Kräfte (e), so sehen wir den Werth e beständig abnehmen; bei der natürlichen Länge des Muskels wird $e = 0$, bei Verkürzung darüber hinaus negativ. Soll das Gewicht um eine Anzahl von Längeneinheiten gehoben werden, dann wird c_1' entsprechend zunehmen müssen, damit die Summe $c_1' + e$ der Aufgabe, das Gewicht zu heben, gewachsen bleibt. Ein Anwachsen der contractilen Kraft ist aber nur durch vermehrten Umsatz von Spannkraft möglich, daher die grössere Wärmeentwickelung bei steigender Hubhöhe.

Der Einfluss der Elasticität auf die Wärmetönung erklärt ein Phaenomen, welches als »negative Wärmeschwankung« des gereizten Muskels bezeichnet wird.

Unter bestimmten Voraussetzungen stellt sich bei Contraction des Muskels keine Erwärmung, sondern Abkühlung ein. Wie Danilewsky fand, kommt diese paradoxe Erscheinung besonders prägnant bei schwacher Belastung und minimalen Reizen sowohl in Einzelzuckungen, als auch im Anfange einer Tetanisirung zum Vorschein. Die Hauptbedingung besteht darin, dass der Verkürzungsgrad des gereizten Muskels ziemlich gross, die Spannung aber, resp. die verrichtete mechanische Arbeit sehr gering ist. Es setzt sich alsdann die gesammte Wärmetönung zusammen aus »physikalischer Abkühlung«, in Folge der Verkürzung mit Spannungsabnahme und physiologischer Wärmeentwickelung, als einem Resultat der chemischen Contractions-Arbeit. Unter obigen Bedingungen tritt die erste Componente stärker ausgeprägt hervor, weshalb die Wärmetönung negativ ausfällt.

III. Gesammtkraftwechsel.

Nach Erörterung des numerischen Werthes des Verhaltnisses $\frac{c'}{c + c'}$ und der Bedingungen für dessen Variation können wir den von Fick hieran geknüpften Deductionen folgen, aus denen sich gleichzeitig Belehrung über die Art des Gesammtkraftwechsels schöpfen lässt.

1. **Kraftutilisation des Organismus.** Wir erinnern uns, dass im extremsten Falle der Wärmewerth der gesammten bei der Muskelthätigkeit verbrauchten chemischen Energie das Dreifache vom calorischen Aequivalent der geleisteten mechanischen Arbeit noch etwas überstieg. Helmholtz berechnete, dass ein Mensch mit seinen Muskeln ein Quantum mechanischer Wirkung nach aussen hervorzubringen vermag, welches ungefähr dem fünften Theile der während derselben Zeit im ganzen Körper von chemischer Energie producirten lebendigen Kraft äquivalent ist. Zu diesem Resultat gelangte er durch nachstehende Ueberlegung. Nach den von E. Smith am Menschem ausgeführten CO_2-Bestimmungen der Respirationsluft darf man vermuthen, die chemi-

schen Processe im menschlichen Körpen erzeugen im wachen, aber ruhenden Zustande während einer Stunde soviel Wärme, dass die Temperatur des Körpers um 1,2° ansteigen könnte. Dieser Vermuthung liegt nur noch die Annahme zu Grunde, dass CO_2-Production und Warmebildung ungefähr im gleichen Verhältnisse stehen, wie bei den von Dulong und Petit untersuchten Thieren, eine Voraussetzung, deren Zulässigkeit indess nicht über allen Zweifel erhaben ist (cf. Calorimetrie). Aus den Versuchen von E. Smith geht nun ferner hervor, dass fünf Mal mehr CO_2 als im ruhenden (und zehn Mal mehr als im schlafenden) Zustande ausgeschieden wird, wenn die Muskeln eine äussere Arbeit derart leisten, dass dadurch der Körper innerhalb einer Stunde um 571 Mt gehoben werden könnte. Nimmt man an, dass auch hierbei CO_2-Ausscheidung und Wärmebildung noch in demselben Verhältniss stehen, so würde durch die Arbeitsleistung von der gedachten Intensität auch die Wärmebildung um den fünffachen Betrag gesteigert sein, d. h. es würde jetzt während einer Stunde eine Wärmemenge gebildet, welche genügte, die Temperatur des Körpers um etwa 6° zu steigern. Die äussere Arbeit, den Körper auf die Höhe von 571 Mt zu heben, entspricht aber einer Wärmemenge, die seine Temperatur um nahezu 1,3° steigern könnte, einem Wärmequantum, welches mehr als $^1/_5$ von der gesammten in einer Stunde gebildeten Verbrennungswärme ausmacht.

Das Pferd verwendet nach den Berechnungen von Joule $^1/_4$ der totalen im Körper umgesetzten chemischen Energie zu äussern mechanischen Leistungen. Nehmen wir vorläufig an, die Hälfte der chemischen Arbeit vollziehe sich ausserhalb der Muskeln, etwa in anderen parenchymatösen Organen, dann ist klar, dass von der in den Muskeln geleisteten chemischen Arbeit grade die Hälfte aussere mechanische Wirkungen hervorbringen müsste, denn diese Hälfte wäre eben der vierte Theil von dem gesammten Aufwand an chemischer Energie. Wir haben aber gesehen, dass im allergünstigsten Falle nicht viel über ein Drittel der im Muskel von chemischen Kräften geleisteten Arbeit zum mechanischen Effect verwendet werden kann. Die obige Annahme ist hiernach zu corrigiren. Wir dürften beim Pferde, die Richtigkeit der Joule'schen Behauptung vorausgesetzt, höchstens ein Viertel der chemischen Arbeit aus den Muskeln herausverlegen, denn von den drei Vierteln der chemischen Arbeit, welche alsdann in den Muskeln geleistet würde, wäre ein Drittel grade der vierte Theil von der gesammten im Körper geleisteten chemischen Arbeit.

Nun muss man aber bedenken, dass auch zu Zeiten angestrengtester Thätigkeit ein nicht zu unterschätzender Bruchtheil der Muskelcontractionen für die äussere Arbeit verloren geht (Circulations- und Respirationsthätigkeit); ferner contrahiren sich zweifelsohne auch nicht alle zum äusseren Effect mitwirkenden Muskelgruppen unter solchen Spannungen, welche ein volles Drittel der chemischen in mechanische Energie unzusetzen gestatten. Wie leicht einzusehen, darf man deshalb nicht

einmal ein Viertel der chemischen Arbeit des Pferdes auf Betheiligung der übrigen Organe zurückführen.

Diese, von Fick ausgesprochenen Vermuthungen finden vorläufig eine Bestätigung durch die von Chauveau und Kaufmann ausgeführten quantitativen Bestimmungen. Sie verglichen den Gehalt des arteriellen und venösen Blutes an O und CO_2 und Glycose, welche dem M. masseter und der Glandula parotidea zu- resp. von demselben abgeführt wurden, sowohl im ruhenden als im thätigen Zustand, und fanden im ersteren Fall für die Drüsenoxydationsprocesse gegenüber den im Muskel verlaufenden eine 5 Mal geringere Intensität; während des Kauens steigerte sich die oxydative Thätigkeit des Muskels um das $3^1/_2$fache, die der Drüsen noch nicht ganz um die Hälfte derjenigen Grösse, welche im Ruhezustand constatirt worden war.

Soviel geht sicherlich aus diesen Betrachtungen hervor, ein namhafter Bruchtheil der gesammten Arbeit chemischer Kräfte setzt sich weder zu Zeiten angestrengter Muskelthätigkeit noch auch im Ruhezustande ausserhalb des Muskelgewebes in lebendige Kraft um, oder mit anderen Worten, wir müssen in der Muskulatur den Hauptherd der im Thierkörper stattfindenden Verbrennungsprocesse erblicken.

2. **Wärmebildung in nicht contractilen Organen.** Hiermit steht keineswegs in Widerspruch, dass einzelne drüsige Organe eine höhere Temperatur aufzuweisen haben als die Masse des unthätigen eventuell auch des thätigen Muskels. Wir dürfen Temperatur eines Organs und Wärmebildung nicht identificiren. Die Temperatur eines Körpertheils regulirt sich nach der Differenz der in gegebener Zeit zugeführten resp. producirten und der abgegebenen Wärmequantität. Für die mit der äusseren Luft nicht in Berührung stehenden, im Innern des Körpers geschützt liegenden Organe bildet das durchströmende Blut das hauptsächlichste, Abkühlung bewirkende Medium, von dessen Circulationsgeschwindigkeit innerhalb der Organe die Grosse der Wärmeentziehung wesentlich abhängt So kann der Fall eintreten, dass Organe, in denen die Stromgeschwindigkeit des Blutes eine geringe ist, höhere Temperaturen aufweisen, als solche mit beschleunigter Blutströmung, trotzdem vielleicht in letzterer die absolute Wärmebildung höhere Werthe zeigt; Cet. par. wird auch dasjenige Blut beim Verlassen eines Organes höhere Temperaturen aufweisen, welches längere Zeit in demselben zu verweilen Gelegenheit hatte. Dass im Blut selbst, abgesehen von dem in den Lungen circulirenden (cf. S. 73) wärmebildende Processe nicht ablaufen, scheint aus den bereits erwähnten Versuchen von Hoppe-Seyler hervorzugehen, wonach mit leicht oxydirbaren Substanzen, Zucker oder Milchsaure versetztes Blut, selbst bei Körpertemperatur nicht oxydirend wirkt. Diese Verhältnisse haben wir zu berücksichtigen, wenn wir z. B. die Temperaturen des Pfortader- und Lebervenenblutes während des Verdauungsstadiums vergleichen mit denen des arteriellen und venösen Blutes eines thätigen Muskels.

Cl. Bernard fand folgende Unterschiede in der Temperatur der Lebergefässe des Hundes:

	Pfortader	Lebervene	Differenz des abfliessenden Blutes
Hungerzustand	37,8°	38,4°	+ 0,6°
Beginn der Verdauung .	39,9°	39,5	− 0,4
Höhe der Verdauung . .	39,7°	41,3°	+ 1,6°

Das venöse Blut eines tetanisirten Muskels erreicht nur eine um 0,6 bis 0,7° höhere Temperatur, die Muskelmasse selbst erwärmt sich aber um durchschnittlich 1,6° (M. Smith). Trotz der hohen Temperatur der Leber unterliegt es kaum einem Zweifel, dass gleiche Gewichtsmengen Leber und Muskel vorausgesetzt, letzterer, in welchem überwiegend oxydative Processe ablaufen, mehr Wärme producirt, als Lebersubstanz, deren Thätigkeit durch thermisch indifferente Synthesen in ungleich stärkerem Maasse beansprucht wird, wie das Muskelgewebe. Die hohe Leberwärme erklärt sich, abgesehen von der Lage, auch zum Theil aus der Aufnahme von dem an sich schon mehr als arterielles Blut erwärmten Magen-, Darm-, Milz- und Bauchspeicheldrüsen-Venenblut. Für die übrigen Drüsen, die Speicheldrüsen, die Milz, die Nieren etc. ist gleichfalls ein Zusammenhang zwischen deren Thätigkeit und mit positiver Wärmetönung verbundenen chemischen Vorgängen nachgewiesen, welche ihren Ausdruck in der Erwärmung des austretenden venösen Blutes und der Secrete finden. So fand Ludwig den nach Reizung der Chorda tympani abfliessenden Speichel um 1,5° höher temperirt als das Carotisblut, welches durch die zuführenden Arterien der Gl. submaxillaris zuströmte; in den Nierenvenen ermittelte Cl. Bernard eine Differenz von + 0,2 bis 0,3° gegenüber dem arteriellen Blute etc.

Die mit der Atmosphäre und anderen Medien in Berührung stehenden äusseren Körpertheile geben im Durchschnitt mehr Wärme nach aussen ab als sie erzeugen, ja in den äussersten Schichten, der Epidermis und den übrigen Horngebilden lässt sich von Wärmeproduction überhaupt nichts nachweisen. Ihre Temperatur hängt zum grössten Theil von dem Blutquantum ab, welches sie in der Zeiteinheit zugeführt erhalten.

Das in die peripheren Organe eintretende Blut giebt, umgekehrt wie im Innern des Körpers, Wärme an die durch Wärmeverlust sich abkühlenden äussern Körperregionen ab. Durch Vermittelung des Blutes werden die Temperaturunterschiede der verschiedenen Körperregionen vermindert, nicht völlig ausgeglichen. Unsere nächste Aufgabe besteht nun darin, die noch vorhandenen Differenzen in den verschiedenen Bezirken des Circulationsapparates kennen zu lernen.

IV. Körpertemperatur.

1. **Temperaturtopographie.** a) Eine Reihe von Untersuchern, von denen Becquerel und Brechet, G. v. Liebig, Cl. Bernard zu nennen sind, erklären die Temperatur des arteriellen Blutes an verschiedenen Stellen seiner Laufbahn für ungleich; das Blut kühlt sich mit seiner Entfernung vom Herzen ab.

Bernard, dessen Versuchen wir folgen wollen, benutzte zu seinen Messungen hauptsächlich thermoelektrische Sonden von 75 *cm* Länge, von einer Feinheit, welche auch innerhalb kleinerer Gefässe bequeme Bewegung zuliess. Ein Grad Temperaturdifferenz an den Löthzellen erzeugte an dem mit Spiegel versehenen Multiplicator, den Bernard anstatt der Spiegelboussole verwendete, eine Ablenkung von 438 Scalentheilen.

Als bei einem durch Curare immobilisirten event. künstlich respirirten Hunde eine Sonde von der linken Carotis aus in den Aortenbogen dicht über das Herz, eine andere von der A. cruralis aus bis unter den Cruralring vorgeschoben war, trat nach Schliessung des Stromkreises eine Ablenkung ein, welche eine höhere Temperatur auf Seiten der in der Aorta befindlichen Nadel anzeigte. Vordrängen der unteren Sonde bis zur Bifurcation der Aorta vermindert den Ausschlag, welcher bei weiterem Vorschieben in der Richtung nach dem Herzen verschwindet, um nach dem Eindringen in die Aorta descendens thoracica durch einen geringen Ausschlag etwas höhere Temperatur der Löthstelle der unteren Sonde anzugeben. Wird die untere Sonde nach Durchschneidung der Carotis in das periphere Schnittende der Carotis eingeführt, so erhält man ein ähnliches Resultat als am Anfang des ersten Versuchs, ein Beweis, dass der direct aus dem linken Ventrikel in die Carotis eintretende Blutstrom höher temperirt ist, als die indirect durch Anastomosen in den peripheren Carotisabschnitt unter dem Zwange der Versuchsbedingungen eintretende Blutmasse.

b) Führen wir uns nunmehr die Resultate der Untersuchung des venösen Systems vor. In den oberflächlichen oder peripheren Venen sinkt die Temperatur; sie beträgt um mehrere Decigrade weniger, als die der benachbarten Arterie. Die Temperatur der Umgebung beeinflusst die Grösse der Differenz; starke Kälte vermehrt dieselbe, während warme Luft sie verkleinert. Begünstigend auf den Wärmeverlust des venösen Blutes wirken nebenher die Verlangsamung der Circulation in den Venen und die grössere Capacität des venösen Systems. Dadurch bleibt das venöse Blut länger und in grösserer Quantität dem erkältenden Einfluss der Atmosphäre ausgesetzt. Diese Umstände bedingen es, dass während grosser Sommerhitze nahezu die gleiche Temperatur im Blut der Jugularvene wie der Carotis und ebenso im Blut der A. cruralis und der zunächst gelegenen Vene herrscht, im Winter dagegen der Temperaturunterschied zu Gunsten des arteriellen Blutes mitunter 0,19—0,23° beträgt. Dringt man von der A. cruralis und der V. cruralis aus mit zwei Sonden gleichmässig in der Aorta

und der V. cava vor, so verringert sich die Differenz zwischen arteriellem und venösem Blut immer mehr, bis dieselbe grade über der Einmündungsstelle der Nierenvenen gleich Null wird. In dieser Höhe besteht Gleichheit der Temperatur des Blutes in Aorta und V. cava; Cl. Bernard nennt diese Stelle daher den Nullpunkt der Bluttemperatur. Geht man noch weiter, so ist von jetzt ab das Plus fortwährend auf Seiten des venösen Systems. In der Leberregion, dort wo die Lebervenen in die V. cava einmünden, ist die Temperatur des venösen Blutes um 0,14° (im Maximum 1°) höher, als die des arteriellen. Bei weiterem Einführen kommt man rechts an das Atrium dextrum, links an das Ostium aorticum. Die Differenz wächst stets und zwar bis + 0,2° im Mittel an dem Punkte, wo die N. cava inferior ins rechte Atrium einmündet. Beim Hund macht es keine Schwierigkeiten, mit der betreffenden Sonde von der untern in die obere Hohlvene zu gelangen. Hat man die Mündung der V. cava superior erreicht, dann sieht man das Umgekehrte des bisherigen Versuchsergebnisses eintreten, indem die Vene kälter wird als die Aorta. Es lässt sich sogar die Sonde bis in die Jugularvene hineinschieben, worauf dann die Differenz zu Gunsten der am Ostium arteriosum festliegenden Sonde zunimmt. Auf dem Wege durch das Atrium dextrum passirt man einen zweiten Nullpunkt, welcher in Folge des Zusammentreffens des wärmeren unteren und des weniger warmen oberen Hohlvenenblutes nothwendigerweise vorhanden sein muss.

c) Dies ist der Grund, weshalb man bei Feststellung der Temperaturunterschiede im Herzen in die Ventrikel selbst eindringen soll weil man dann erst die Gewissheit besitzt, von dem Ueberwiegen des Blutstroms aus der einen oder der andern Hohlvene unabhängig zu sein. Zu diesem Zweck wählt man gewöhnlich den bequemeren Weg von der Carotis und Jugularis aus.

Bernard erhielt in jedem einzelnen einwandsfreien Versuch eine Temperaturdifferenz von einigen Deci- oder Centigraden zu Gunsten des rechten Ventrikels; bei entgegengesetztem Resultat fanden sich stets Unvollkommenheiten des Versuchs (Verlagerung der Sonden, Berührung oder Penetration des Myocardium etc.), welche das Misslingen des Versuchs involvirten. Es giebt aber Bedingungen, unter denen das Blut des linken Ventrikels wärmer erscheint, als das des rechten, so z. B. energische und rasche Abkühlung der Körperoberfläche, Einführung kalten Wassers in den Magen oder die Venen. Unter normalen Verhältnissen, selbst im Hungerzustande geringgradig, überwiegt die Wärme im rechten Ventrikel. Aeltere, mittelst Walferding'scher, sogenannter metastatischer Thermometer an Schafen vorgenommene Messungen Bernard's hatten dasselbe Resultat ergeben, nämlich eine um 0,1—0,2° höhere Temperatur rechterseits. Im Jahre 1859 hatte Hering Gelegenheit, an einem Kalbe mit Ectopia cordis zu experimentiren. Zur Bestimmung des Blutdruckes führte er in jeden der beiden Ventrikel eine Röhre ein und notirte beiläufig für das aus dem

linken Ventrikel fliessende Blut eine Temperatur von 38,77°, für das aus dem rechten 39,30° (Differenz 0,53°). Heidenhain und Körner fanden unter 95 an Hunden theils mit thermometrisch, theils thermoelektrisch bewerkstelligten Temperaturaufnahmen regelmässig das rechte Herz wärmer als das linke, mit Ausnahme eines einzigen Falles, wo kein Temperaturunterschied vorhanden war.

Die Werthe der Differenzen lassen sich übersichtlich in folgender Weise zusammenfassen:

Zahl der Versuche	Differenz in Graden
1	0,6
2	0,6—0,5
3	0,5
5	0,4—0,3
27	0,3—0,2
36	0,2—0,1
21	0,1—0,02
1	0

Mit allen bisher aufgeführten Versuchsresultaten stehen von Colin ausschliesslich mit Walferding'schen Thermometern an 52 Pferden, 12 Rindern und Schafen und 11 Hunden vorgenommene Untersuchungen insofern theilweise in Widerspruch, als unter 92 Einzelmessungen nur 29 rechts, dagegen 43 links höhere Temperatur und 20 keine Differenz ergaben. In nachstehender Zusammenstellung sind die rechtseits überwiegenden Wärmegrade mit +, die linksseitig überwiegenden mit — bezeichnet.

Thiergattung	Zahl der Versuche		Differenz in Graden		Keine Differenz
	+	-	+	—	
Pferd	.	1	.	0,51	In 12 Fällen.
	1	.	0,41	.	
	.	3	.	0,4—0,3	
	1	.	0,31	.	
	.	2	.	0,3—0,2	
	.	11	.	0,2—0,1	
	5	.	0,2—0,1	.	
	.	6	.	0,1—0,01	
	12	.	0,1—0,03	.	
Summa ...	19	23			

Thiergattung	Zahl der Versuche		Differenz in Graden		Keine Differenz
	+	—	+	—	
Wiederkäuer . . .	.	1	.	0,31	In 6 Fällen.
	1	.	0,30	.	
	1	.	0,16	.	
	6	.	0,1—0,01	.	
	.	1	.	0,04	
Summa . . .	8	2			
Hunde	.	1	.	0,7	In 2 Fällen.
	.	1	.	0,5	
	.	2	.	0,5—0,4	
	.	2	.	0,4—0,3	
	.	4	.	0,3—0,2	
	.	1	.	0,2	
	.	4		0,2—0,1	
	.	3	.	0,1—0,5	
	2	.	0,1—0,4	.	
Summa . . .	2	18			

Colin hält die in der Mehrzahl der Beobachtungen vorhandene Temperaturerhöhung des Blutes im linken Ventrikel nicht etwa für eine Folge vermehrten Wärmeverlustes seitens des venösen Blutes, sondern er bringt diese Erscheinung mit einer activen Erwärmung des Blutes in den Lungen in Beziehung, welche durch chemische Umsetzungen entstanden sein soll. Die rechtsseitig höheren Temperaturen seien unstreitig durch nicht zu vermeidende Bewegungen der Thiere bedingt gewesen. Es gehe dies daraus hervor, dass, wenn man bei Hunden unmittelbar nach dem Freilegen der Gefässe (in einem Saale von 12°, wie es nicht anders sein kann, gefesselt) das Thermometer abwechselnd in das rechte, dann in das linke Herz einführe, der Temperaturunterschied regelmässig zu Gunsten des venösen Blutes ausschlage; warte man nunmehr aber bis zur vollständigen Beruhigung der nicht narkotisirten Thiere 1—1½ Stunde, so erscheint regelmässig das Blut im linken Herzen wärmer. Beträgt beispielsweise im Anfang des Versuchs die Bluttemperatur rechts 40,9°, links 40,2°, so findet sich nach der angegebenen Zeit rechts 38,3, links 38,7.

Gegen die Schlussfolgerungen Colin's lassen sich, wie nicht minder gegen die Versuchsmethode mancherlei Einwendungen erheben, bei deren Discussion bemerkenswerthe neue Facta zu Tage treten.

Nach Colin's Angaben wurde das Thermometer rechtsseits meist nicht in den Ventrikel selbst, sondern nur in das Atrium eingeführt, eine jener Fehlerquellen, auf welche bereits hingewiesen wurde; ferner bedingt die Ruhelage in gefesseltem Zustand eine dem venösen Blute sich mittheilende Abkühlung, welche sich um so stärker geltend macht, je kleiner die Thiere sind. Bei Pferden überwiegen die Fälle, in denen die Temperaturen linksseitig höhere waren, um das 1,23fache, bei Hunden um das 9fache! Das oben angeführte Beispiel beweist gleichzeitig, dass bei länger andauernder Ruhelage auf dem Operationstisch die Bluttemperatur in toto absinkt, womit sich die von verschiedenen Autoren gemachte Beobachtung einer Erniedrigung der mittleren Temperatur des Gesammtkörpers unter gleichen Verhaltnissen in völligem Einklang befindet. Auf die Ursachen für die vermehrte Wärmeabgabe kommen wir bei der Lehre von der Wärmeregulation zurück.

Die höhere Temperatur des arteriellen Blutes erklärt sich demnach nicht durch die von Colin supponirte Erwärmung des Blutes beim Passiren der Lunge, sondern durch eine unter den obwaltenden Versuchsbedingungen eingetretene Steigerung des Wärmeverlustes des venösen Blutes an der Peripherie des Körpers.

Dennoch wird man die Bildung eines gewissen Wärmequantums in der Lunge unter dem Einfluss der Respiration zugeben können, ohne genöthigt zu sein, auf die Theorie Lavoisier's zuruckgreifen zu müssen, nach welcher die Lunge der Hauptherd der Warmeproduction sei, in Folge vermeintlicher Entstehung der CO_2 in derselben. Nach Untersuchungen von Gamgee und Berthelot verläuft die Bildung von Oxyhämoglobin thatsächlich unter Wärmeentwickelung. Letzterer constatirte bei der Umwandlung des venösen in arterielles Blut durch O-Aufnahme für ein aufgebrauchtes O eine Entwickelung von 14,8 Cal., nichtsdestoweniger findet die Mehrzahl der Beobachter eine geringere Bluttemperatur im linken als im rechten Ventrikel. Um in Erfahrung zu bringen, ob die Ursache in einer Uebercompensation durch Abkühlung in Folge der Berührung mit der eingeathmeten Luft resp. der Dissociation der CO_2-Verbindungen des Blutes zu suchen sei, stellten Heidenhain und Körner eine Reihe von Versuchen an, bei denen sie Hunde abwechselnd Luft von Zimmertemperatur (17°) und wärmere (33—52°) mit Wasserdampf gesättigte Luft auf kunstlichem Wege athmen liessen. Da trotz der Einathmung warmer Luft die Temperaturdifferenz zwischen beiden Herzhälften sich nicht merklich änderte, gelangten Heidenhain und Körner zu der Annahme, die Lunge übe keinen bemerkbaren Einfluss auf die Temperatur des passirenden Blutes aus. Sie leiten die höhere Wärme des Blutes im rechten Ventrikel von der nächsten Nähe des Zwerchfells und der Leber ab. Cl Bernard weist aber darauf hin, dass die beim Hunde vorhandenen anatomischen Lagebeziehungen nicht für alle Thiere gelten, insbesondere aber diese Erklärung der Hering'schen Beobachtung gegenüber ganz versagt. Zudem dürfe man nicht ausser Acht lassen, dass beim Athmen er-

wärmter Luft eine augenfällige Temperatursteigerung im linken Ventrikel auch nicht zu erwarten sei. Der Einfluss der Respirationsluft erstreckt sich nicht nur auf das Blut in der Lunge, sondern auch auf jenes der Nasal-, Pharyngeal- und Bronchialvenen, die zum rechten Herzen führen, weshalb auch der Unterschied fast unverändert erhalten bleibt. Man würde aber fehlgehen, wenn man der Respirationsluft jeden Einfluss auf die Bluttemperatur absprechen wollte. Thatsächlich erhöhte sich z. B. beim Einathmen der auf 40° erwärmten Luft das Blut des linken Herzens von 38,10° auf 38,21°, des rechten von 38,30° auf 38,41°. Alles in Allem sind wir berechtigt zu sagen: Es ist der in den Lungen auftretende Oxydationsvorgang ebensowenig im Stande eine Erhöhung, als die Respirationsluft durch Abkühlung eine Erniedrigung der Temperatur des vom rechten Ventrikel nach dem linken Atrium gerichteten Blutstroms herbeizuführen, welcher auf seinem Wege die Lunge durchfliesst. Die relativ höhere Temperatur des Blutes im rechten Ventrikel wird durch nichts anderes bedingt als durch die überwiegende Wärme des Blutes, welches von der V. cava inferior herbeiströmt.

d) Der beständige Wärmeverlust an der Körperoberfläche bedingt trotz der ununterbrochenen Erwärmung der Haut durch den Blutstrom eine Temperaturerniedrigung des gemeinsamen Integument. Die Feststellung der Hauttemperatur stösst insofern auf Schwierigkeiten, als die am einfachsten erscheinende Methode, das unmittelbare Anlegen der Messinstrumente an die Haut unzuverlässige Resultate ergeben, welche im entgegengesetzten Sinne fehlerhaft werden, wenn die nicht an der Haut befindliche Thermometerfläche mit schlechten Wärmeleitern umhüllt wird. Hierdurch wird die Ausstrahlung der Haut vermindert und ihre Temperatur selbst erhöht. Die Application des Thermometers auf die erstere Art giebt im Vergleich zu der im subcutanen Gewebe vorhandenen Temperatur um 0,5—1° geringere Werthe (Colin) Gegen diejenige Messungsmethode, bei welcher das Thermometer in eine künstlich gebildete Hautfalte eingelegt wird (Senator), macht Colin geltend, dass sich allmählich die Temperatur des abgeschlossenen Hautstückes der des Körperinnern nähert, um so mehr, je länger das Thermometer liegen bleibt. Davy fuhrte Temperaturbestimmungen an frisch geschlachteten Hammeln aus, indem er nach Durchschneiden der Haut das Thermometer in die Subcutis einstiess.

Messungen der Hautwärme von Hausthieren nahm Colin in grösserer Anzahl vor. Ein Pferd, dessen Winterhaar lang genug war, um ein kleines Walferding'sches Thermometer zu bergen, zeigte bei einer Lufttemperatur von 0° nachstehend angegebene Wärmegrade an der Oberfläche der verschiedenen Körperparthien:

		Abweichung von der Temperat. d. Rectum
Brustwand	35,2	— 2,8
Bauchwand	34,7	3,3
Aeussere Oberschenkelfläche . . .	34,6	3,4

		Abweichung von der Temperat. d. Rectum
Genick	34,3	3,7
Krupe	34,2	3,8
Oberer Halsrand	34,2	3,8
Schulter	33,7	4,3
Schläfengrube	33,6	4,4
Stirn, Backenfläche	31,8	6,2
Ellenbogenfalte	30,0	8,0
Widerrist	29,6	8,4
Lendengegend	27,8	10,2
Rücken	27,2	10,8
Knie (Vorderfläche)	18,5	19,5
Mittelfuss (Vorderfläche)	16,0	22,0
Fesselgelenk	15,5	22,5
Fessel, Krone	13,5	24,5
Mittlere Strahlfurche	11,5	26,5

Lebhaftere Kälte erniedrigt die äussere Körpertemperatur in ganz ausgesprochener Weise. So fand Colin bei 4—5° Kälte:

		Abweichung
Brustwand	30,7	7,3
Krupe	31,7	6,3
Unterarm (Vorderfläche)	26,6	11,4
Fesselgelenk	0,2	28,8
Krone	8,0	30,0
Strahlfläche	4,2	33,8

Die oberflächlichen Regionen haben demnach nicht nur eine ungleichmässige, sondern auch eine veränderliche Temperatur; ungleichmässig wegen der Differenz der Oberflächenentwickelung der einzelnen Körpertheile, der Nachbarschaft ungleich warmer Organe (Muskeln, Sehnen, Knochen) und der Dicke der Epidermis (Haut, Huf), veränderlich in Folge des Wechsels der Aussentemperatur und des Blutreichthums der Haut.

Bei anderen Thieren wurden gefunden:

Schaf (Colin).

		Abweichung
Leistengegend	40,1	+ 0,8
Flankengegend	38,7	− 0,6
Achselgegend	38,2	1,1
Brustwand	37,7	1,6
Aeusserer Gehörgang	35,2	4,1
Klauenspalt	24,0	15,3
Knie	22,2	17,1
Kniefalte	21,2	18,1
Mittelfuss (Vorderfläche)	20,2	19,1
Sohlenfläche	20,2	19,1

Schaf (J. Davy).

		Abweichung
Leistengegend	40,0	- 0,56
Oberschenkel	39,44	1,12
Kniegelenk	38,89	1,67
Metatarsus	36,11	4,45
Tarsus	32,22	8,34

Hund*) (Colin).		
Achselgegend	37,7	— 1,7
Leistengegend	37,2	2,2
Brustwand	34,2	5,2
Zwischenzehenraum	34,2	5,2
Sohlenballen	21,2	18,2

Katze*) (Colin).		
Achselgegend	39,2	+ 0,5
Leistengegend	39	+ 0,3
Flanke	36,7	— 2,0
Brustwand	35,7	3,0
Aeusserer Gehörgang	33,0	5,7
Vorderpfote	25,2	13,5
Hinterpfote	24,7	14,0

Man ersieht aus diesen Tabellen im Allgemeinen eine Abnahme der Temperaturen in der Richtung vom Rumpf nach den Enden der Gliedmassen hin. Die Grenzen, innerhalb welcher die extremen Werthe sich bewegen, findet man bei den grösseren Hausthieren etwas weiter gezogen als beim Menschen. Nach Davy u. A. beträgt der Temperaturunterschied zwischen dem kaltesten Theil der Körperoberfläche des Menschen**) (Fusssohle 32,2°, Nasenspitze, Ohrläppchen 23°) und dem wärmsten (Achselhöhle 36,67°) 14°, beim Pferd ca 25°, beim Schaf 20°, Hund 16°, Katze 12°.

Die **Temperatur der Subcutis**, oder wenn man will, die der inneren Hautfläche, ist nur wenig höher als die aussere. Was das Pferd anbetrifft, so variirt dieselbe zwischen 33—36,50°.

e) In den **Muskeln** findet man in den oberflächlichen, 2—4 *cm* unter der Peripherie gelegenen Schichten eine um 0,5—1° niedrigere Temperatur als in der Tiefe. Aehnliches gilt für die wenig geschützt liegenden Sehnenscheiden und Fascien, deren Temperatur beim Biceps brachii um 1,5° (Becquerel und Brechet), am Extensor cruris quadiceps des Pferdes um 2—2,5° (Colin) von der des Muskelinneren abweicht.

f) Die **Temperatur des Penis und der Urethra** wird wesentlich von der Lage im Schlauch resp. von der Blutfüllung des corpus carvernosum bedingt. Der Temperaturunterschied des erigirten und erschlafften Gliedes beträgt so ziemlich 10°. In einer Tiefe von 10 *cm* hinter dem Orificium mass Colin in der Urethra des Pferdes unmittelbar nach der Erection 36,2° (Lufttemperatur 26°); bei einem anderen mit ausgeschachteter, nicht erigirter Ruthe 26,5—28° (Lufttemperatur 16°).

g) Innerhalb des **Respirationstractus** hängt die Temperatur von der Lage der Einzelorgane ab und wechselt mit der äusseren Wärme. Die Nasenhöhlen sind 10—15°, die Trachea 5—6° niedriger temperirt als die centralen Organe. Messungen an zwei Pferden angestellt, ergaben bei einer Lufttemperatur von + 4,5° resp. — 9°:

Mitte der Nasenhöhle	23,4°	20—24°
Choanen	26,8°	20—26,5°
Mitte der Trachea		
bei Inspiration	32,4°	32,0°
„ Exspiration	34,4°	33,0°

*) Nach 24stündigem Aufenthalt im Freien bei 0° gemessen.

**) Unmittelbar nach dem Aufstehen unbekleidet bei 21° Zimmertemperatur gemessen.

Ein drittes Pferd zeigte an der Bifurcation der Trachea 34,46° inmitten des Lungengewebes 36,63°, im Herzen 37,04°. Unter den 52 Pferden, welche von Colin zur Feststellung der Temperaturdifferenzen im rechten und linken Herzen verwendet wurden, fand sich eines, dessen Bluttemperatur nur 34.4° betrug; die höchste belief sich auf 39,6°. Die Bluttemperatur im Herzen der Wiederkäuer bewegt sich zwischen 37,7° und 40,7°, in dem der Hunde zwischen 38,26 und 39,8°.

h) Die Organe der Bauch- und Beckenhöhle besitzen durchschnittlich eine höhere Temperatur als die der Brusthöhle. Diejenigen der centralen Abschnitte erreichen die höchsten Werthe, welche jedoch ebenfalls innerhalb gewisser Grenzen variiren und zwar abgesehen von dem schon bekannten Einfluss der an die Verdauungsthätigkeit geknüpften Wärmetönungen, abhängig von der Temperatur der aufgenommenen Nahrung und des Getränks.

J. Michel ermittelte mit feinen nadelförmigen Thermoelementen (Neusilber, Eisen) die Temperaturen im Auge des Kaninchens. Bei einer im Rectum gemessenen Körpertemperatur von 38,5—38,9° fand sich in der Mitte der vorderen Kammer eine Durchschnittstemperatur von 31,9°, in der Mitte des Glaskörpers eine solche von 36,1°. Im Glaskörperraum stieg die Temperatur, sobald man sich der Wand des Bulbus näherte, und erlangte die Höhe der Körpertemperatur, wenn die Innenfläche der Augenhäute mit der Spitze berührt wurde. Schliessen der Augenlider steigerte die Temperatur der vorderen Kammer um 2 bis 3°; Auflegen einer Eisblase veranlasste in 1,5 Minuten ein Sinken um 13—15°.

Bezüglich der Temperatur innerhalb der Schädelhöhle resp. im Gehirn documentiren die von Heidenhain und Körner an Hunden angestellten Versuche Werthe, welche in jedem Falle die Temperaturen des arteriellen Blutes übertreffen, dennoch aber, wie J. Davy an Hammeln constatirte (40,0°), noch unterhalb derjenigen des Rectum (40,56°) liegen können.

Nach dem Tränken mit frischem Wasser von 15° oder 16° kann die Temperatur des Mageninhalts auf 18° bis 20° absinken, steigt aber bereits nach 10 Minuten auf 25° bis 30°, um nach ca. einer halben Stunde die Durchschnittstemperatur der Bauchhöhle zu erreichen. Diejenige des Dünndarms kann sich auf einer Strecke von 15 bis 20 *m* längere Zeit 5° selbst 10 unter der normalen Temperatur erhalten. Auf der Höhe der Verdauung nimmt der Magen und Darminhalt gewöhnlich eine Temperatur an, welche die des Herzens übersteigt und die der Leber erreichen kann Bei drei Schafböcken, deren Temperatur im Herzen 40,57° resp. 39,57° und 39,09° betrug, fand sich im Magen eine solche von 40,62° resp. 39,76° und 39,17°.

Für die Leber ermittelte J. Davy an ihrer Abdominalfläche 41,11°, im Parenchym 41,39°.

Was sonst die verschiedenen Regionen der Bauchhöhle anlangt, so scheinen die vorderen Gegenden in der Nähe der Leber, der Milz,

des Magens in der Regel eine höhere Temperatur zu besitzen, als die unteren Gegenden, sicher eine höhere als die der Hohlräume des Herzens, wie folgende an 5 Pferden vorgenommene thermometrische Messungen Cl. Bernard's lehren:

Mitte der Bauchhöhle	Im Herzen (Mittel)
34,73	34,52 (seit 24 Stunden nüchtern)
35,08	34,69
35,66	35,39
35,64	37,25
37,52 (hintere Fläche der Leber)	36,81

In der Beckenhöhle unterliegen die Temperaturen nach den Angaben Colins unter gewöhnlichen Verhältnissen geringeren Veränderungen als anderswo im Körper. Die Temperatur des Blaseninhalts und der Vagina und des Uterus übertrifft meist die des Rectum um einige Decigrade, wenn in der Nähe des Sphyncter ani gemessen wird. Messungen in verschiedener Tiefe des Rectum vorgenommen, ergeben dagegen unerwartet unregelmässige Zahlen. Wenngleich im Allgemeinen mit dem weiteren Vordringen die Temperatur steigt, so kommen von dieser Regel ausserdem noch auffällige und nicht seltene Ausnahmen vor. Diese Unregelmässigkeiten sind kaum von etwas Anderem als von den in verschiedenen Höhen wechselnden Kothanhäufungen abzuleiten, welche das Quecksilbergefäss des Thermometers bald mehr bald weniger dicht umgeben, so dass der Contact mit der Mastdarmschleimhaut ein unsicherer wird. Fast ausnahmslos übersteigt die Temperatur der weiter nach vorn gelegenen Partien des Mastdarms die des arteriellen Blutes, ja nicht selten — wofür Cl. Bernard, Jacobson, Heidenhain und Körner Belege geben — jene der Bauchhöhle, selbst der Leber. Für die Temperaturzunahme mit zunehmender Entfernung vom Sphyncter ein Beispiel. Aus sehr vielen Einzelbeobachtungen erhielt D. Finkler als Mittelwerthe für Messungen der Rectaltemperaturen des Meerschweinchens in Tiefen von 2,5, 6 und 9 *cm* nachstehende Ziffern:

9 *cm*	6 *cm*	2,5 *cm*
38,9°	38,7°	36,1°

Trägt man zur Construction einer Curve die Abstände von der Körperoberfläche auf der Abscisse, die entsprechenden Temperaturen auf der Ordinatenaxe rechtwinkliger Coordinaten auf, so erhält man keine grade, sondern eine krumme Linie, deren Convexität von der Abscisse abgewendet ist. Daraus ist zu erkennen, dass in der central gelegenen Schicht (9–6 *cm* Tiefe) die Temperaturen einzelner Schichten langsamer abfallen als in der peripheren Schicht (6—2,5 *cm* Tiefe). Es findet demnach kein gleichmässiger Abfall der Temperatur von einem wärmsten Kerne bis zur Peripherie statt, analog einem Körper, in dessen Centrum die Wärmequelle liegt und von dort aus unter Vermittelung verschiedener Schichten durch Leitung und an der Oberfläche durch Strahlung etc. Wärme verliert. Aus allen unseren bisherigen Erörte-

rungen geht klar hervor: die Wärmequellen sind durch den ganzen Körper verbreitet und ihre Thätigkeit ist derart regulirt, dass die Temperatur der einzelnen Organe und auch die mittlere Körpertemperatur innerhalb bestimmter Grenzen constant erhalten bleibt.

2. **Mittlere Körpertemperatur.** Was haben wir aber unter »mittlere Körpertemperatur« zu verstehen? Nichts weiter als die conventionelle Bezeichnung für das Ergebniss thermometrischer Messungen in bestimmten, meist von aussen zugänglichen Hohlräumen des Körpers oder in künstlich gebildeten Hautfalten. Practische Bedeutung haben nur die Messungen im Rectum und der Vagina, beim Menschen besonders die Messung in der Achselhöhe gewonnen.

a) Die Messung der Körpertemperatur in einer mit Schleimhaut bekleideten Körperhöhle giebt genaue vergleichbare Werthe nur dann, wenn an demselben Ort in gleicher Höhe von der Eingangsöffnung entfernt, mit ein und demselben Thermometer unter sonst gleichen Verhältnissen (im Rectum z. B. nicht nach Klystieren etc.) gemessen wird. Bei Controle der Körpertemperatur einer grössern Anzahl von Thieren ist stets das Rectum zu wählen.

Je nach der Dicke und Qualität des Glases — die aus jenaischem Normalglas gefertigten und geaichten Thermometer sind am empfehlenswerthesten — bleiben dieselben 3—5 Minuten nach Einschieben ins Rectum liegen. Das langsame Steigen des Thermometers hängt von der Grösse der Quecksilberkugel und der geringeren, specifischen Wärme des Glases ab (0,177—0,194 gegenüber 0,033 für Quecksilber), mehr noch von der Umgebung. Rührt man mit dem Thermometer in Flüssigkeiten, so stellt sich der Quecksilberfaden in 5 Secunden, bei ruhiger Haltung in 20 Secunden ein (E. Oertmann). Eine Verzögerung der prompten Einstellung kommt bei Messungen im Rectum dadurch zu Stande, dass diejenigen Gewebstheile, welche an das Thermometer Wärme abgeben und dadurch einen Temperaturabfall erleiden, nicht beständig erneuert werden können, wie dies bei Flüssigkeiten durch Strömung selbst in der Ruhe der Fall ist; ein weiteres Steigen des Thermometers tritt erst dann wieder ein, wenn die durch das Thermometer abgekühlten Gewebe selbst wieder höhere Temperatur angenommen haben.

In jedem Falle soll bei Temperaturmessungen vor dem Ablesen vom Quecksilberfaden nichts sichtbar sein, da andernfalls der ausserhalb des Rectums befindliche Quecksilbertheil andere Temperatur, demnach auch anderes Volumen besitzt, als der in den Darm versenkte. Zur Vermeidung von parallactischen Ablesungsfehlern muss sich die Augenaxe senkrecht zur Längsaxe des Thermometers und in gleicher Höhe mit dem Ende des Fadens befinden.

Mit Vorliebe bedient man sich an Stelle des gewöhnlichen Celsius'schen Thermometers des Maximumthermometers in der von Ehrle empfohlenen Form, welches Temperaturen zwischen 25 und 45 zu messen gestattet. Der Hauptvortheil derartiger Instrumente besteht darin, dass man die erreichte obere Temperaturgrenze nach der Entfernung des Thermometers vom Ort der Messung in bequemster Weise ablesen kann. Erreicht wird diese Möglichkeit durch Vermittelung eines mittelst minimaler Luftmenge vom Hauptfaden abgetrennten Quecksilberstäbchens, das an Ort und Stelle durch Reibung an der Glaswandung festgehalten wird, wenn sich das übrige Quecksilber beim Erkalten retrahirt. Vor erneuter Messung lässt sich der Index durch Aufklopfen der Quecksilberkugel in Richtung der Längsaxe auf die Hand wiederum nach unten befördern. — Ein Maximumthermometer, welches sich zu Untersuchungen von

Körperregionen eignet, die mit dem eben erwähnten nicht erreichbar sind, ist das von Dulong und Petit construirte Gewichts- oder Ausflussthermometer. Ein ballonartiges Gefäss, dessen Grösse von Kronecker und Meyer derart reducirt wurde, dass dasselbe von Thieren verschluckt oder in Blutgefässe etc. eingeführt werden konnte, füllt man bei 0° vollständig mit Quecksilber und wiegt es. Erwärmt sich das Gefäss, so fliesst eine gewisse Menge Quecksilber aus; eine neue Wägung ergiebt den Gewichtsverlust, welcher uns in der Stand setzt, die Temperatur, bis zu welcher es erwärmt war, zu bestimmen. Die Wägung und nachfolgende Rechnung lässt sich umgehen, wenn man nachträglich das Thermometer soweit erwärmt, dass das Quecksilber eben die capillare Spitze erreicht. — Eine besondere Einrichtung hat auch Walferding's metastatisches Thermometer, dessen sich besonders Claude Bernard und Colin bei ihren Untersuchungen bedienten. Im Aeussern ähnelt dasselbe einem gewöhnlichen Thermometer mit kleinem Gefäss und sehr engem Rohr. Am oberen Ende findet sich eine Einschnürung mit folgender einfacher, oder, wenn es nach dem Princip der Maximalthermometer gebraucht werden soll, birnförmiger Erweiterung. Will man das Thermometer benutzen, so ist es vorher zu aichen. Zu diesem Zweck erwärmt man es vorher durch Einsenken in Wasser von über 40° derart, dass ein Theil des Quecksilbers in die Erweiterung übertritt. Alsdann wird das Thermometer in Wasser von 40° getaucht, wobei die Wassertemperatur durch ein Normalthermometer zu controliren ist. Nach einigen Minuten hebt man es mit einem plötzlichen Ruck aus dem Wasser, der Quecksilberfaden reisst an der verengten Stelle und lässt einen Rest in der ampullenartigen Erweiterung zurück. Der in die Capillare zurückfliessende Theil bildet mit dem in der sogenannten Kugel befindlichen Quecksilber das zu benutzende Thermometer. Auf der Röhre befindet sich eine willkürliche Theilung, z. B. in Millimetern von 0 bis 240. Man bringt das Instrument nunmehr in Wasser von niedrigerer Temperatur als vorher, z. B. in solches von 38° und liest genau den Stand ab; es sei bei dem Theilstrich 110. Unter steter Benutzung des Normalthermometers erniedrigt man die Temperatur des Wassers auf 37° und führt wiederum eine Ablesung aus. Findet sich jetzt beispielsweise der Faden bei Strich 90, so entspricht ein Theilstrich der Scala 0,05°; das Thermometer ist alsdann auf den Temperaturintervall von 37 bis 40 eingestellt. Man sieht leicht, wie man verfahren muss wenn Temperaturen über 40° oder unter 37° zu messen sind. Man muss aber stets das Thermometer vorher auf eine Temperatur bringen, welche etwas über der zu messenden liegt. Die Grenzen seiner Brauchbarkeit sind gegeben: nach unten durch die niederste Temperatur, bei welcher noch ein Theil des Quecksilber in der Capillare bis zum Nullpunkt reicht, nach oben durch diejenige Temperatur, bei welcher die obere Erweiterung das Quecksilber aufzunehmen vermag. Bei den Thermomètres métastatiques à maxima dient der in der ersten Ampulle zurückgebliebene Rest nach dem Zurückklopfen als Index wie bei dem gewöhnlichen Maximumthermometer.

b) Die Angaben bezüglich der mittleren Körpertemperatur erwachsener Hausthiere erhaltenen Messungsresultate differiren nicht ganz unerheblich.

Nach Schmelz soll die Mastdarmtemperatur des gesunden Pferdes bei Stallruhe, ganz geringe Schwankungen abgerechnet, stets 36,9° betragen, nach Prévost und Dumas 36,8°, nach J. Davy 37,5°, nach A. Koch zwischen 37,5—38,5°. Jedenfalls hat man bei derartigen Bestimmungen auf das mittlere Alter Rücksicht zu nehmen. Maximum und Minimum bewegen sich, wie v. Thanhoffer und J. Munk angeben, zwischen 37,5° und 38,0°, nach Liska (dreijährige Hengste) zwischen

37,5° und 38,4°. Messungen, welche auf Veranlassung von C. Strecker an 150 Kavalleriedienstpferden angestellt wurden, ergaben als Durchschnittstemperatur am Vormittag zwischen 6½ und 8 Uhr 37,9°, am Nachmittag zwischen 5 und 6½ Uhr 37,93°, als Minimum 37,2°, als Maximum 38,6°. Bei jungen Remonten fand sich im Mittel 38,2°. Zweifellos kommt hier das durchschnittlich geringere Lebensalter mit seinem regeren Stoffwechsel zur Geltung.

Föhringer constatirte bei je 100 gesunden Dienstpferden im Stall und im Bivouac aus 600 Einzelmessungen:

	Im Stall		Im Freien
bei 4—6jährigen Pferden	38,05°	4—6jährig	37,40°
» 6—8 »	37,92°	6—12 »	37,24—37,49°
» 8—18 » »	37,83—37,85°	12—18 »	37,48°
Mittel . . .	37,90°	Mittel . . .	37,40°

Die höchste Temperatur betrug im Stalle 38,5°, im Bivouac 38°, die niedrigste in beiden Fällen 37°, der Temperaturabfall im Freien durchschnittlich 0,4—0,6°.

J. Hunter ermittelte beim Esel 36,95, bei der Eselin in der Vagina gemessen 37,78°.

Bei Rindern im Stall fand Schmelz die Rectaltemperatur variirend von 38,2—39,3°, A. C. Gerlach von 38,5—39,5°; Koch giebt 37,5 bis 39,9° an. Robertson berechnet als Mittel aus Beobachtungen an Rindern einer Mastviehausstellung in Smithfield für die Morgentemperatur 38,8°, für die Abendtemperatur 38,9°. Vaginaltemperatur 0,2—1,0° niedriger als im Rectum (Gerlach).

Schweine besitzen 38,5—40° Eigenwärme nach A. Koch; Liska constatirte bei 4—6monatlichen Ferkeln nur 38,3—38,7°.

Für Schafe giebt J. Davy 37,3—40,5°, Koch 38—41° als Normaltemperatur an, für

Ziegen Prévost und Dumas 39,2°, J. Davy 40,0°.

Bei Hunden nimmt die Temperatur mit abnehmender Grösse zu und variirt zwischen 37,4—39,6° nach Dieckerhoff zwischen 37,5 bis 39,5°.

Bei Katzen ermittelte J. Davy 38,3° resp. 38,9°.

Die Temperatur der Kaninchen beträgt nach J. Hunter 37,5°, Prévost und Dumas 38,0°, Aronsohn und Sachs 38,9—39,9°, Delaroche 39,6—40,0°.

Nicht minder schwanken die das Meerschweinchen betreffenden Mittheilungen; Despretz nimmt 35,76°, Colasanti 37,4°, Prévost und Dumas 38,0° und Delaroche 38,4—39,0° als Durchschnittstemperatur an. Das Maximum der bei gesunden Thieren von D. Finkler gefundenen Kerntemperaturen in einer Tiefe von 9 *cm* gemessen, beziffert sich auf 39,4, das Minimum auf 38,5. Resultate, welche mit denen von Despretz zu vergleichen gewesen wären, hat F. nie anders als bei sterbenden Thieren erhalten.

Während die Temperaturen der Säugethiere im Allgemeinen zwischen 35,5° (Delphin, Halswunde) bis 40,0° liegen, zeigen die Vögel noch höhere und zwar die höchsten Temperaturen in der Thierwelt überhaupt, nämlich ca. 39,5—44,0 (Schwalbe, Meise). Die auf das Hausgeflügel bezüglichen Literaturangaben über Eigenwärme im Rectum sind hierunter zusammengestellt:

Thiergattung	Temperatur in Graden	Beobachter
Gans	41,7	J. Davy
Ente	Mittel 42,96	Martins
	Minimum 40,90	»
	Maximum 43,9	
	43,9	J. Hunter
Huhn	39,44—40,0	»
	41,5	Prévost und Dumas
	41,0—42,3	D. Finkler
	42,2—43,9	J. Davy
Taube (frei)	43,0—43,3	»
Taube (im Käfig) . . .	42,10	»
	41,8—42,5	Delaroche

Temperaturen, welche die für homoiotherme Thiere angeführten Grenzen überschreiten, sind als normale nicht mehr anzusehen.

Anders bei den Poikilothermen. Bei diesen folgt die Körpertemperatur, wie früher schon angedeutet (S. 25), der Wärme der Umgebung. Folgende, von Landois entworfene Tabelle zeigt recht deutlich den Charakter des wechselwarmen Thieres an grossen Winterexemplaren von Rana esculenta, welche theilweise in verschieden temperirter Luft, theilweise in verschieden warmem Wasser beobachtet wurden. Die innerhalb des Wassers auf einem Drahtgestell befestigten und bis zum Mundwinkel eingetaucht gehaltenen Thiere erhielten einen Thermometer in den Magen eingesenkt.

(Siehe Tabelle S. 83.)

Bei niederer Aussentemperatur zeigt sich bei Reptilien die Eigenwärme um 1—4°, bei Amphibien und Fischen um 0,5—3°, bei Arthropoden um 0,1—5,8°. In Bienenstocken beträgt die Durchschnittstemperatur 30—32°, in schwärmenden Schaaren bis 40°.

Den Uebergang zwischen homoiothermen und poikilothermen Thieren bilden gewissermassen die Winterschläfer. Bei Vögeln ist kein Fall von Winterschlaf sicher constatirt, von den Säugern halten

Aufenthalt			
im Wasser		in der Luft	
Temperatur (in Graden C.)			
des Wassers	im Magen	der Luft	im Magen
41,0	38,0	40,4	31,7
35,2	34,3	35,8	24,2
30,0	29,6	27,4	19,7
23,0	22,6	19,8	15,6
20,6	20,7	16,4	14,6
11,5	12,9	14,7	10,2
5,9	8,0	6,2	7,6
2,8	5,3	5,9	8,6

in kalter Umgebung Winterschlaf der Bär (Ursus arctos), Dachs (Meles vulgaris), Hamster (Cricetus frumentarius), die Haselmaus (Myotus avellanarius), der Igel (Erinaceus europaeus), das Murmelthier (Arctomys marmotta), der Siebenschläfer (Myoxus glis) und die Fledermaus (Vespertilio). Im Süden oder im Winter in wohlgeheizten Räumen tritt der Winterschlaf nicht ein. Diese Thiere, deren Eigenwärme schon im normalen Zustande beträchtliche, von der Aussentemperatur abhängige Schwankungen aufweist, erkalten während der Erstarrungsperiode in hohem Maasse; nichtsdestoweniger gelingt es niemals, die Thiere mit der Umgebungstemperatur ins Gleichgewicht zu bringen, constant bleibt nach Prunelle die Eigenwarme 1—2° höher. Colin fand bei einem Igel im Januar und Februar:

Eigentemperatur	Aussentemperatur
+ 8,3°	+ 7,5°
+ 8,5°	+ 7,0°
+ 8,0°	+ 6,0°
+ 7,0°	+ 5,5°

Die Körpertemperatur kann bei geeigneter Abkühlung bis auf nahezu 0° sinken.

Im Winter bei 15° im Zimmer gehalten, stellt sich Winterschlaf nicht ein; die Eigenwärme nähert sich der normalen. Sie betrug im Januar bei lebhafter Bewegung 35,4—36,1°, im vorangegangen November 32,5—33,3°, wobei der Igel eingerollt lag. Der eigentliche Winterschlaf beginnt bei + 6 bis + 7° Aussentemperatur, ebenso beim Murmelthier und der Fledermaus, bei Gewöhnung an Kalte erst bei — 6 und darunter. Plötzliche starke Erniedrigung der Aussentemperatur, starke mechanische Reize, Temperatursteigerung in der Umgebung bis + 15°, bewirkt innerhalb 2—6 Stunden Verschwinden der Erstarrung und Rückkehr zur Normaltemperatur. Die Erwärmung geht nach Quincke's Untersuchungen

schneller vor sich in den vorderen Partien des Thierkörpers (Messung im Schlund beim Murmelthier) als in den hinteren (Messung im Rectum). Quincke glaubt hieraus auf die Existenz eines calorischen Centrums im Gehirn schliessen zu dürfen, welche Vermuthung durch spätere Untersucher auch bezüglich homoiothermer Thiere bestätigt wird. Durch Einwirkung dieses Centrums auf die Organe des Körpers soll Stoffwechsel und Wärmeproduction beeinflusst und so der Zustand des Wachens resp. des Winterschlafs herbeigeführt werden. Bei Temperatur unter $-12°$ beobachteten Prunelle und Mangili Tod durch Respirationslähmung. Nahrungsaufnahme findet während des Winterschlafes nicht statt. Nach Regnault und Reiset ist der Sauerstoffconsum auf $^1/_{30}$ derjenigen O-Menge reducirt, welche während des Wachens die normale ist, und von diesem aufgenommenen Sauerstoff erscheinen nur etwa $^2/_5$ in der ausgeschiedenen Kohlensäure wieder; dementsprechend ist der Quotient $\frac{CO_2}{O} = 0{,}4$. Drei Fünftel des aufgenommenen Sauerstoffs werden im Körper aufgespeichert.

Horvath's Versuche lehren, dass die charakteristischen Erscheinungen des Winterschlafs stets dann eintreten, wenn die Eigenwärme des Thieres unter $20°$ sinkt, während gewöhnliche Homoiothermen bei Abkühlung bis auf diese Temperaturgrenze gewöhnlich sterben. J. Rosenthal nimmt deshalb bei Winterschläfern neben grösserer Dauer des Ueberlebens der Gewebe, wie sie Kaltblüter während des ganzen Lebens zeigen, eine geringere Empfindlichkeit der Nervencentren gegen Abkühlung an, wodurch die Centralorgane in dem geringen, zur Erhaltung des Lebens nothwendigen Grade weiter zu functioniren in den Stand gesetzt werden.

Ein gewohnlicher Kaltbluter unterscheidet sich von dem Winterschläfer dadurch, dass bei niederen Temperaturen die Nervencentra des ersteren intensiver functioniren, so dass er erst bei noch stärkerer Abkühlung in Schlaf resp. Starre verfällt; der Winterschläfer theilt aber mit dem Kaltblüter den geringen Stoffwechsel, und die hierdurch bedingte veränderliche Wärme macht ihn poikilotherm.

Bei Minderung der Warmeverluste und dadurch vermehrter Körpertemperatur hebt sich die Energie des Stoffwechsels beim Winterschläfer in stärkerem Verhältniss als beim Kaltblüter; deshalb erwacht jener nicht nur, sondern da er nun auch mehr Wärme producirt, so steigt seine Eigenwärme erheblich und er wird in beschränktem Sinne homoiotherm.

3. **Schwankungen der mittleren Körpertemperatur.** a) Auch bei manchen sonst durchaus gleichwarmen Thieren lässt sich im frühesten Lebensalter ein Stadium beobachten, welches an Poikilothermie erinnert. Unmittelbar nach der Geburt zeigen Fullen, Kalber eine höhere, nachdem sie abgerieben und trocken geworden sind, um $0{,}5-1°$, neugeborene Hunde um $1-2°$ niedrigere Temperatur als das Mutterthier. Ein neugeborenes Kalb, dessen Mutter eine Rectaltemperatur von $39{,}5°$ besass, änderte seine Temperatur von Stunde zu Stunde in folgen-

der Weise: 39,7—39,2—38,7—38,6—38,6—38,7—38,9—39,0 (L. Franck). Neugeborene Fohlen zeigen in den ersten 5 Tagen etwa 39,3°; die Eigenwarme sinkt dann ab, hält sich aber bis zu 5 Jahren auf über 38°, fällt dann bis zu 10 Jahren auf 37,8°, in noch höherem Alter auf 37,5° und darunter. Insbesondere vermögen Hunde, uberhaupt solche Thiere, welche mit geschlossenen Augen oder nackt geboren werden nicht in dem Grade ihre Eigentemperatur zu bewahren als im späteren Alter. Das Mutterthier hält die Jungen an geeigneter Lagerstätte ängstlich zusammen und deckt und warmt sie mit seinem Leibe; sobald sie sich aus ihrem Nest entfernen, erfolgt ziemlich rasch Abkühlung bis auf oder unter die Umgebungstemperatur.

Ein eintägiger Hund verliert nach W. Edwards bei 13° Zimmerwärme in 10 Minuten 2° seiner Körpertemperatur, nachdem man ihn von der alten Hündin entfernt hat; nach 3 Stunden hatte derselbe 12°, nach vier Stunden 18°, nach 13 Stunden 22° eingebüsst. Bei Katzen, Kaninchen etc. tritt unter gleichen Verhältnissen die Abkühlung noch schneller ein, rapide bei Vögeln, welche zu den Nesthockern gehören. Es bildet sich alsdann für kurze Zeit ein Zustand aus, welcher lebhaft an den Winterschlaf erinnert, aber zum Tode führt, wenn das Thier nicht wieder erwärmt wird. Selbst in den auf die Geburt folgenden Wochen und Monaten hat man häufig Gelegenheit, schwächliche Individuen durch ungünstige Temperaturverhältnisse in Folge noch nicht genügend entwickelten Regulationsvermogens erkranken zu sehen. So sind namentlich auch junge Schweine englischer Race, die nur sehr wenig Borsten besitzen, sehr empfindlich gegen Kälte und gehen vielfach zu Grunde, wenn nicht künstlicher Schutz gewährt wird.

b) Das Geschlecht ist ebenfalls nicht ohne Einfluss auf die Körpertemperatur. Bei brünstigen Thieren, Schafen z. B., fand M. Gavarret die Scheidentemperatur 0,5—1° höher als unter gewöhnlichen Verhätnissen. Es ist festgestellt, dass beim Geflügel ähnliche Verschiedenheiten existiren, denn Martins fand im Durchschnitt bei männlichen Enten 41,96°, bei weiblichen 42,27°.

Während des Brutgeschäfts scheint die Temperatur local wenigstens noch zuzunehmen. Valenciennes ermittelte unter dem Brutfleck der Henne und inmitten der bebrüteten Eier Temperaturen von 45—46°.

Bei weiblichen Säugethieren nimmt nach Reynal, Colin und L. Franck die Temperatur post partum im Grossen und Ganzen ab. Letzterer constatirte vor definitiver Abnahme kurze wellenförmige Steigerungen, wie aus stündlich vorgenommenen Messungen in einem Falle mit normalem Verlauf hervorgeht: 39,5—39,6—39,45—39,2—39,1—39,4—39,1—39,0; die die Descensionslinie unterbrechenden höheren Ordinatenwerthe dürften wahrscheinlich auf stattgehabte Fütterung zurückzuführen sein.

c) Thatsächlich beeinflusst die Nahrungsaufnahme die Gesammttemperatur aus den früher entwickelten Gründen nicht unbedeutend, nicht minder der Ernährungszustand. Bei Anatomiepferden notirte

Colin häufig einen Fehlbetrag von 0,5, bisweilen von 1°, im Vergleich mit Thieren von gewöhnlicher Condition. Einige Zeit nach dem Futtern hebt sich die Korperwärme zumeist um einige Decigrad, oft um 0,5, selbst um 1,0°. Pferde, Hunde, Katzen, Hausvögel, welche 5, 10, 15 Tage und länger hungerten, zeigten 1—2° weniger als in der Norm. Martins Enten, welche lediglich auf ihren Beuteertrag am Bach angewiesen waren, hatten durchschnittlich 0,8° geringere Eigenwärme als jene, die ausserdem noch Morgens und Abends eine gute Kornerration verzehren durften. Andererseits vermogen kraftig genahrte Pferde, Fleischfresser und Vögel lange Zeit hindurch auch bei Nahrungsentziehung ihre Durchschnittstemperatur zu bewahren. So fanden Bidder und Schmidt bei einer Katze bis zum 15. Hungertage im Mittel 38,6°, am 16. Tage 38,3°, am 17. 37,64°, am 18. 35,8°, am 19., wo der Tod eintrat, 33,0°. Nach Chossat nimmt die Eigenwärme in den drei ersten Vierteln der Hungerperiode im Durchschnitt taglich um 0,2° ab und sinkt dann in der letzten Periode der Hungerzeit sehr schnell und zwar kurz vor dem Tode bei Säugern im Durchschnitt auf 30° und bei Vögeln auf 24—25°.

d) Wahrend eines Tages zeigen sich Schwankungen bei Nahrungsentziehung, welche nach den von Fein ausgeführten Messungen an einem ungarischem Bauernpferde sich den bei gefutterten Thieren wahrzunehmenden anschliessen, nur mit dem Unterschiede, dass im Hungerzustand die Differenzen nur 0,3—0,4°, bei Futterung 0,5—1,5° betragen können. Am höchsten ist die Temperatur gegen 4 Uhr Nachmittags, und erhalt sich das Maximum bis gegen Abend; von 9 Uhr Abends bis Mitternacht vermindert sich die Temperatur, erreicht alsdann ihr absolutes Minimum, steigt bis zum Morgen an ohne jedoch die Hohe der abendlichen zu erreichen; von Morgens bis Mittag erhalt sich die Temperatur auf ziemlich gleicher Hohe (oder steigt um geringes), um sich bis Nachmittags auf ihr absolutes Maximum zu erheben. v. Thanhoffer theilt eine nach Liska's Untersuchungen zusammengestellte Tabelle mit, welche Messungen zu drei verschiedenen Tageszeiten wiedergiebt.

Thiergattung	Temperatur					
	5 Uhr Morgens		1 Uhr Mittags		7 Uhr Abends	
	Minim.	Maxim.	Minim.	Maxim.	Minim.	Maxim.
Diophantus, $3^1/_2$jähriger Hengst	37,5	37,9	37,7	37,9	37,6	38,0
Majestoso, 3 „ „	37,7	38,0	37,8	38,2	37,7	38,2
Orange, 3 „ „	37,7	38,1	37,9	38,1	37,9	38,2
Matzbeth, 3 „ „	37,7	38,3	37,9	38,3	37,9	38,4
Allgäuer Stier, 9 Monate alt . .	37,9	38,1	38,2	38,5	38,2	38,5
Ferkel, 4 Monate alt	38,3	38,6	38,4	38,6	38,4	38,6
„ 6 „	38,4	38,7	38,5	38,6	38,4	38,7

Beim Menschen verhält sich nach von Liebermeister und Jürgensen die 24stündige Temperaturcurve im Allgemeinen ebenso: Ansteigen während des Tages (Maximum Abends), Absinken des Nachts. Nach Lichtenfels und Fröhlich steigt die Temperatur am Morgen nach dem Frühstück 4—6 Stunden hindurch bis zu ihrem ersten Maximum; dann sinkt sie etwas bis zum Mittagsmahle; nach diesem erhebt sie sich wieder binnen zwei Stunden zum zweiten Maximum und fällt bis zum Abend, ohne dass die Abendmahlzeit eine merkliche Steigerung nach sich zöge. Das Minimum fällt nach Bonnal zwischen 12—3 Uhr Nachts, nach Jürgensen auf 5—6 Uhr Morgens. Die Durchschnittshöhe aller im Verlaufe eines Tages (von 5 Uhr Morgens bis 8 Uhr Abends) beobachteten Temperaturen wird als Tagesmittel bezeichnet und beläuft sich auf 37,3°, die mittlere Nachttemperatur auf 36,9°; das Mittel der Gesammttemperatur beträgt 37,2°, in der Achselhöhle gemessen 37,0°. Tagesmittel über 37,8° müssen schon als »Fiebertemperatur«, unter 37° als »Collapstemperatur« bezeichnet werden.

Corin und A. van Beneden fanden bei Tauben einen eigenthümlichen Gang der Temperatur im Rectum: Ein Steigen von 3—8 Uhr Morgens, dann Sinken bis 12 Uhr, Wiederansteigen bis zum Abend.

e) In welch hohem Grade Muskelcontractionen resp. Arbeit zur Wärmebildung beizutragen befähigt sind, ist bereits ausführlich erörtert worden. Es erübrigt nur noch, einige Versuche anzuführen, aus denen die Temperaturzunahme nach Körperbewegung direct hervorgeht. Liska constatirt bei Pferden (Pulszahl und Respirationsfrequenz ist auch angegeben):

Thier	Vor der Bewegung			Nach der Bewegung			Zeit
	T	P	R	T	P	R	
3jähriger Halbbluthengst	37,8	40	12	39,5	62	38	Durch 15 Minuten
				39,0	52	32	nach 5
				38,5	48	28	10
				37,7	40	12	20
Majestoso, 3jähriger Hengst	38,0	44	12	39,0	66	36	Durch 15 Minuten
				38,0	44	12	nach 20

Bei anhaltender Bewegung liegen die Verhältnisse nicht ganz so einfach.

Ein Hund, welchen U. Mosso in einem Tretrade laufen liess, wurde in der ersten Stunde um 1,8° wärmer, aber diese Erhöhung nahm bei fortgesetzter Arbeit beträchtlich ab. Bei Thieren, welche an die Bewegung gewöhnt sind, kann die Erwärmung fast ganz ausbleiben. In anderen Fällen geht die anfängliche Steigerung in Verminderung über.

Im Anschluss hieran mögen Hillers Messungen an Soldaten Erwähnung finden. Nach 1—2stündigem Marsch mit Gepäck bei 12—19° Aussentemperatur und 50 pCt. Feuchtigkeit der mässig bewegten Luft sah er die Rectaltemperatur eines Infanteristen auf 39,55°, bei 27—28° Mittagstemperatur, frischem Wind und 32 pCt. Feuchtigkeit auf 40,2° ansteigen. — Wie leicht einzusehen, entfallen unter diesen Umständen auf das Tagesmittel höhere Werthe als im Ruhezustand.

f) Gewisse künstlich hergestellte Bedingungen bewirken gleichfalls eine Veränderung der Korpertemperatur. Nach Aderlässen nimmt die Temperatur zunächst ab (Frese), worauf meist eine die normale Temperatur übertreffende Steigerung folgt. v. Bärensprung fand nach ergiebigen Aderlässen eine Steigerung um einige Zehntel, welche in den nächsten Tagen allmälig wieder zur Norm oder auch etwas unter dieselbe ging. Sehr profuse acute Blutverluste bedingen eine Temperaturabnahme von $^1/_2$—2°; lang anhaltende umfangreiche Blutungen führen bei Hunden eine Erniedrigung bis zu 31 und 29° herbei (Marshall Hall).

Nach einer jeden Transfusion von einigermassen bedeutenden Blutquantitäten steigt die Temperatur, etwa $^1/_2$ Stunde nach der Operation beginnend, zu beträchtlicher Hohe an, um sich im Verlaufe einiger Stunden zu verlieren. Schon die directe Ueberleitung aus der Arterie in die benachbarten Venen desselben Thieres, auch Injectionen von reinem Wasser zeigen dasselbe (Albert u. Stricker). Injectionen von Gasen in die Bauchhöhle haben nach v. Recklinghausen und Simons bedeutende Temperaturerniedrigung, bis zu 10° unter die Norm zur Folge, auch dann, wenn das Gas vorher auf Korpertemperatur erwärmt war. Unter die Haut oder in den Darm injicirtes Gas wirkt ebenfalls abkühlend. Simons erklärt die Temperaturänderungen durch vasomotorische Einflüsse und benutzt diese Erscheinung zur Erklärung des Temperaturabfalls bei Meteorismus.

V. Quantität der producirten Energie.

Die Kenntniss der mittleren Körpertemperatur oder der Warme der Einzelorgane setzt uns noch nicht in den Stand, die vom Thierkörper producirte Wärmequantität im calorischen Einheitsmaass ausgedrückt schätzen zu können. Die constante Eigenwärme homoiothermer Thiere kann als resultirende aus 4 Grössen angesehen werden, der Wärmeabgabe, der Wärmeproduction und der Wärmecapacität einer die Wärmeübertragung an die Umgebung vermittelnden Masse. Masse resp. Gewicht lassen sich durch Wägung bestimmen; die specifische Warme ist bekannt, unbekannt die producirte und die abgegebene Wärme, zwei für die Homoiothermen von einander abhängige Variable, deren Quotient den absoluten Werth 1 besitzt resp. deren algebraische Summe gleich Null angesehen werden kann.

1. **Calorimetrische Messung.** a) Entsprechend der Entwickelung der physiologischen Hülfswissenschaften, der Physik und Chemie, unternahmen zuerst Lavoisier und Laplace (1780) die Bestimmung der

Wärmeproduction auf directem Wege, d. h. durch Messung der Wärmeabgabe mittelst eines von ihnen nach der Black'schen Methode construirten Eiscalorimeters. Die Anwendbarkeit desselben basirte auf der Erfahrungsthatsache, dass 1 *kg* Eis von 0°, um in 1 *kg* Wasser von 0° verwandelt zu werden, nach heutiger Definition 80 Cal. verbraucht. Setzt man die Menge des geschmolzenen Eises = p, so ist die zum Schmelzen verbrauchte Wärme = p · 80. Ein Meerschweinchen schmolz in 10 Stunden 402,27 *g* Eis. Diese Zahl erforderte aus folgenden Gründen eine Correctur: Die Temperatur des Meerschweinchens nahm in dem Eisbehälter ab, es wurde also mehr Eis geschmolzen, als bei constanter Körperwärme geliefert worden wäre, ferner mischte sich der exspirirte Wasserdampf, zu Wasser condensirt, dem Schmelzwasser des Eises bei und ausserdem musste die bei der Condensation frei gewordene Wärme ebenfalls zur Vermehrung des Schmelzwassers beitragen. Der berechnete Correctionswerth, von dem gefundenen subtrahirt, ergab 341,08 *g* durch Wärmeabgabe bei constanter Körpertemperatur geschmolzenes Eis. Zur Controle bestimmte Lavoisier die CO_2-Production, indem er die Exspirationsluft von dem in einer Glocke über Quecksilber befindlichen Thier in Kalilauge leitete. Als Mittel aus mehreren Versuchen wurden 3,333 *g* C entsprechend 10stündiger CO_2-Production gefunden. Nach früheren Bestimmungen derselben Autoren vermögen 3,333 *g* Kohle bei ihrer Verbrennung 326,75 *g* Eis zu schmelzen. Es ergab sich also das Verhältniss der aus der ausgeathmeten CO_2 berechneten Wärmemenge zu der im Calorimeter gefundenen zu $\frac{326,75}{241,08} = 0,96$. Lavoisier schliesst hieraus, dass im normalen und ruhenden Zustande eines Thieres die von ihm producirte Warme, wenigstens zum allergrössten Theil, von der Verbindung des eingeathmeten Sauerstoffs mit dem Kohlenstoff des Blutes in der Lunge herrühre. Er erkannte ferner, dass die nach seiner Anschauung durch die Respiration gebildete Wärme noch grösser sein müsse, als durch die gebildete CO_2 angegeben wird, da mehr O verschwinde als CO_2 producirt wird und zwar durch Bildung von Wasser aus dem überschüssigen O.

b) Crawford und später Dulong und Despretz (1824) benutzten zu ihren quantitativen Bestimmungen der Wärmeabgabe das Rumford'sche Wassercalorimeter, welches die Gewinnung der Respirationsgase gleichzeitig mit dem calorimetrischen Versuch gestattete.

Sie brachten in einem Korb aus Weidengeflecht verschiedene warmblütige Thiere in einen kupfernen Behälter, der von einem zweiten grösseren Kasten aus demselben Metall umgeben war; den Zwischenraum füllte eine bekannte Menge Wasser. Die innere Kammer steht in Verbindung mit 2 Gasometern, von denen das eine die zur Respiration des Thieres nöthige Luft liefert, während das andere die Exspirationsgase aufnimmt (Wasser als Sperrflüssigkeit), nachdem letztere eine unter dem innersten Kasten angebrachte Kuhlschlange passirt haben. Die von dem Thier abgegebene Wärme nimmt die wässerige Zwischenschicht auf, deren Temperatur mit Hülfe mehrerer Thermometer jeden Augenblick zu bestimmen ist. Für gleichmässige Mischung der

Flüssigkeit ist durch einen über der Mitte des Innenkastens angebrachten, von aussen zu bewegenden Rührer gesorgt. Die Kohlensäure wurde direct bestimmt, das Respirationswasser nach der Methode von Lavoisier berechnet.

Die calorimetrisch gefundene Wärme, verglichen mit der aus den Respirationsproducten berechneten, giebt noch weiter von 1 entfernte Werthe als bei Lavoisier; nach Dulong beträgt das Verhältniss im Maximum 0,83, nach Despretz 0,90. Abgesehen von Mängeln der Versuchseinrichtungen beruht das ungünstige Resultat auf der auch von Lavoisier gemachten irrigen Voraussetzung, dass die abgegebene Wärme sich ohne Weiteres aus der Verbrennungswärme von C und H berechnen lasse.

Zweifellos hängt, wie von Hess nachgewiesen worden ist (cf. S. 13), die Wärmetönung bei chemischen Vorgängen, soweit sie zu den umkehrbaren Kreisprocessen gehören, nur von dem Anfangs- und Endgliede desselben ab; man braucht deshalb die verschlungenen Pfade, auf denen sich der Kohlenstoff im Thierkörper bewegt, nicht zu kennen, um den thermischen Werth der Kohlenstoffatome zu berechnen; unerlässlich ist aber, um es nochmals hervorzuheben, die Berücksichtigung des Anfangs- und Endgliedes. Diese Bedingung ist nicht erfüllt, denn Kohlestoff ist gar nicht der Ausgangspunkt für die Verbrennung zu CO_2 im Thierkörper, sondern die complicirten Verbindungen der Kohlehydrate, Fette und Eiweisskörper. Nach den heut bekannten Regeln der Thermochemie darf keinenfalls die Verbrennungswärme einer Verbindung einfach gleich der Summe derjenigen ihrer Bestandtheile gesetzt werden; es war daher eine ziemlich unfruchtbare Mühe, welcher sich verschiedene Autoren unterzogen, indem sie die Dulong'schen und Despretz'schen Experimentalergebnisse auf Grund der genaueren Verbrennungswerthe von Favre, Silbermann und M. Traube für C und H umrechneten. Wie schon früher erwähnt, wird beispielsweise bei der Verbrennung der Kohlehydrate im Thierkörper viel mehr Wärme frei, als wenn nur der Kohlenstoff als Kohle verbrannt würde. Aehnliches gilt sicher von Fetten und wahrscheinlich auch vom Eiweiss. Stearinsäure mit 18 C-Atomen liefert bei der Verbrennung 26 778 K, 18 C dagegen nur 17 400. Dieser Umstand erklärt die den früheren Physiologen unverständliche Thatsache, dass der Thierkörper einen scheinbaren Ueberschuss von Wärme über die aus der entwickelten Kohlensäuremenge berechnete producirt. Das Bedenkliche dieser Methode ist durch neuere vergleichende Untersuchungen auch experimentell erwiesen. Nach J. Rosenthal besteht keine Proportionalität zwischen Wärmeproduction und CO_2-Bildung. Die Anzahl von Cal., die auf je 1 *g* ausgeschiedene CO_2 kommt, schwankt bei einstündiger Versuchsdauer zwischen 2, 4 und 8,68. Bei längerer Versuchsdauer mindert sich zwar die Schwankung, bleibt aber doch noch erheblich. Ebenso ist es misslich, aus dem Sauerstoffconsum die Wärmebildung zu berechnen. Rubner lieferte den Nachweis, dass 1 *g* verbrauchter Sauerstoff einen um 18,6 pCt. variirenden Wärmewerth besitzt, je nach-

dem er zur Verbrennung von Eiweiss, Fett oder Kohlehydrat verbraucht wird; immerhin ist aber der Fehler weniger gross, als wenn die CO_2-Production der Berechnung zu Grunde gelegt wird. Nichtsdestoweniger hat man dieses Princip der Berechnung noch nicht verlassen, da die strenge Durchführung der einzig correcten Rechnungsweise zur Zeit ebenfalls noch auf gewisse Schwierigkeiten stösst, von denen später noch die Rede sein wird.

Senator verbesserte 1871 die Technik in der Anwendung des Wassercalorimeters erheblich, füllte u. A., um die Abkühlung der Thiere zu vermeiden, dasselbe mit erwärmtem Wasser (von 26,5—29°) und stellte für den nüchternen Hund (20—26 Stunden nach Fütterung) von 6650 *g* Mittelgewicht bei einstündiger Versuchszeit pro Körperkilo und Stunde eine Wärmeabgabe von 2,53 Cal. im Durchschnitt fest. Für die einzelnen Versuchshunde schwanken die Werthe zwischen 2,18 Cal. (für 1114 *g* Körpergewicht und 2,85 Cal. für 5790 *g*). Nach den Zahlen Dulong's berechnet Helmholtz aus der gefundenen Calorimeterwärme für einen Hund im Mittelgewicht eine Wärmeabgabe von 6,44 Cal. pro Körperkilo und Stunde.

c) Der Benutzung eines von J. Rosenthal 1878 construirten Verdampfungscalorimeters scheinen practische Schwierigkeiten im Wege gestanden zu haben, da derselbe neuerdings (1889) nach dem Dulong'schen Princip hergestellte Luftcalorimeter von verschiedener Grösse zu seinen Untersuchungen verwendete.

Dieselben unterscheiden sich von dem Wassercalorimeter insofern, als das Wasser zwischen äusserem und innerem Metallbehälter durch eine Luftschicht ersetzt ist und durch eine dementsprechende Veränderung in der Bestimmung der abgegebenen Wärmemengen, welche auf manometrischem Wege geschieht. Eine Flüssigkeitssäule (gefärbtes Petroleum), welche das mit dem Luftraum communicirende Rohr abschliesst, wird in ihrer Lage verändert. Die von dem im inneren Kasten befindlichen Thiere abgegebene Wärme ist proportional dem an verschiebbarer Scala ablesbaren Manometerausschlag und der absoluten Lufttemperatur und umgekehrt proportional dem Barometerstand zu Beginn des Versuchs.

Rosenthal nimmt als Einheitsmaass für die Bestimmung der Wärmequantität an Stelle der Stunden-Cal. pro Kilo Körpergewicht die Secunden-cal. (s. cal.), an d. h. diejenige Wärmeleistung, welche in 1 Secunde eine kleine Calorie producirt. Die specifische Wärme des Thierkörpers zu 0,8 angenommen, wurde 1 *g* Körpermasse durch 1 s. cal. um 1,25 erwärmt werden. Der Wärmezuwachs des Gesammtorganismus durch eine bestimmte Zahl der s. cal. finden wir durch Multiplication der s. cal. mit 1,25 und Division durch das Körpergewicht in Gramm ausgedrückt. Bleibt die Eigenwärme constant, so muss der durch Wärmeproduction in der Zeiteinheit bedingte Wärmezuwachs gleich dem gemessenen Wärmeverlust sein. Der calorimetrische Versuch ergiebt daher gleichzeitig die Wärmeproduction des Thieres. Wir sind deshalb berechtigt, in diesem Sinne für Wärmeabgabe die Bezeichnung Wärmeproduction zu gebrauchen. Mittelst des Luftcalorimeters findet man die Wärmeproduction (W) in s. cal. ausgedrückt (n), wenn man den

beobachteten Manometerausschlag in Millimetern (m) mit dem constanten vom Apparat abhängigen Factor E und mit der absoluten Temperatur der Luft zu Anfang des Versuchs multiplicirt und durch den zu Anfang herrschenden, auf 0° reducirten Barometerdruck dividirt: $n = W = E \cdot m \frac{T_a}{b_a}$. Die Grösse E wurde empirisch durch Verbrennung gemessener Mengen von Wasserstoff bestimmt, und zwar für den kleineren Apparat zu 0,022026, für den grösseren zu 0,042925. Ein Hund von 5400 *g* Gewicht producirte im Mittel bei einem aus 200 *g* Fleisch, 25 *g* Speck und 55 *ccm* Wasser bestehenden Futter in toto: $n = 0{,}042925 \cdot 248{,}0 \cdot \frac{285{,}9}{734{,}2} = 4{,}145$ s. cal., oder auf 1 *kg* 0,7676 s. cal. Die Rosenthal'sche s. cal. ist 3600 mal grösser als eine Stunden cal. 1 s. cal. = 3600 st. cal., denn dieselbe Menge Wärme, welche in 3600 Secunden 1 *g* Wasser um 1° erwärmt, bewirkt gleiche Erwärmung in 1 Secunde; innerhalb einer Stunde vollzieht sich ein 3600 fach grösserer Wärmezuwachs bei Annahme der Rosenthal'schen Grösse. Da gewöhnlich bisher von anderen Forschern nach grossen Stunden Cal. (st. Cal.) gerechnet wurde, so sind, um Vergleiche zu ermöglichen, Rosenthal's Werthe auf diese Grösse zu reduciren; da $\text{cal.} = \frac{\text{Cal.}}{1000}$, so ist demnach $1 \text{ s. cal.} = 3600 \cdot \frac{\text{st. Cal.}}{1000} =$ 3,6 st. Cal. Die Wärmeproduction von 1 *kg* Hund = 0,7676 s. cal. entspricht 2,763 st. Cal., eine Zahl, welche von der durch Senator ermittelten 2,53 st. Cal. nur wenig abweicht. Würde der Hund die von ihm producirte Wärme nicht abgeben, sondern vollständig aufspeichern, so genügte dieselbe, um die Temperatur des gesammten Thierkörpers um $\frac{4 \cdot 145 \cdot 3{,}6 \cdot 1{,}25}{5400} = 3{,}45°$ zu steigern.

A priori könnte man die calorimetrische Bestimmung für ganz einwandsfrei halten. Bedenkt man aber, welch enormer Wärmevorrath im thierischen Organismus aufgespeichert ist, ein Vorrath, welcher durch Abkühlung der peripheren Schichten Abgabe nicht unbedeutender Wärmequantitäten gestattet, ohne dass sich dieser Verlust durch Sinken der Rectaltemperatur kenntlich macht, so wird man kurzdauernden Calorimeterversuchen wegen der Grösse des möglichen Fehlers ausschlaggebende Bedeutung nicht beilegen dürfen.

2. **Indirecte Bestimmung.** Andererseits sind Versuche gemacht worden die Wärmeproduction zu ermitteln, ohne calorimetrische Bestimmungen auszuführen Hätten wir genauen Aufschluss über sämmtliche chemische Processe des Organismus in qualitativer und quantitativer Beziehung, sowie über ihre Wärmetonungen, so würde die Lösung dieses Problems keine Schwierigkeiten verursachen: Die algebraische Summe jener Wärmetönungen würde die Wärmeproduction darstellen.

Zur Zeit aber ist es unmöglich, solche Berechnungen auszuführen und zwar aus Mangel an betreffenden physiologisch-chemischen Daten. Ausserdem ist dieser verwickelte Weg vom theoretischen Gesichtspunkt

aus betrachtet, gar nicht nothwendig. Die Wärme des Thierkörpers verdankt bis auf geringe Bruchtheile ihr Entstehen chemischen Processen und besitzt als solche ein Ergal, d. h. es ist die Gesammtänderung der chemischen Energie des Körpers in calorischem Mass ausgedrückt, wie bereits oben betont, nur vom Anfangs- und Endzustande aller das System bildenden Substanzen abhängig.

Wenn wir uns also einen typischen Organismus vorstellen, welcher mit einer und derselben unveränderten Nahrung stets genährt und sich in einem gewissen Kraft- und Stoffwechselgleichgewicht bei einer gewissen Constanz seiner Temperatur befindet, so dürfen wir annehmen, dass die tägliche Wärme- resp. gesammte Energieproduction grade dem Energievorrathe der Nahrung nach Abzug der unzersetzt ausgeschiedenen Substanzen gleich ist, vorausgesetzt, die Nahrungsbestandtheile im Organismus werden vollständig bis zu den N-haltigen Körpern der regressiven Metamorphose, aromatischen Producten, CO_2 und H_2O oxydirt. Kennt man nun die Verbrennungswärme der Einnahme- und Ausgabestoffe, so lässt sich die Wärmeproduction für den Organismus im Ruhezustand berechnen.

Der auf physikalischem Wege bestimmte Wärmewerth für die organischen Nährstoffe lässt sich jedoch nach den Ausführungen Rubner's nicht ohne weiteres für die Rechnung benutzen, namentlich nicht für Eiweiss.

a) Letzteres zerfällt im Thierkörper nicht einfach in Harnstoff und einen N-freien Rest, sondern es spalten sich neben Harnstoff — wie durch Verfütterung von reinem, durch Auslaugen von Muskelsubstanz gewonnenem Eiweiss am Hunde nachgewiesen — Substanzen ab, welche noch kohlenstoffreicher sind, als Harnstoff; so z. B. Kreatinin (4,9 *g* pro die bei einer N-Ausscheidung von 13,22 *g* gegen 0,221 *g* Kreatinin im Hunger) Indoxylschwefelsäure, Phenol, Kynurensäure (0,656 *g* pro die). Es ist daher nicht zulässig, den physiologischen Wärmewerth des Eiweiss im Thierkörper nach der bisher üblichen Methode durch Subtraction des Wärmewerthes der dem N-Gehalt des Eiweisses entsprechenden Harnstoffmenge von dem Bruttowerth der Verbrennungswärme des Eiweisses zu bestimmen. Das zweifellos rationellste Verfahren besteht darin, den Wärmewerth des bei der entsprechenden Fütterung entleerten Harns direct zu ermitteln und ausserdem auch die durch Lösung der Harnbestandtheile im Wasser bedingte Wärmetönung zu berücksichtigen. Da bei der calorimetrischen Bestimmung des Harns Fehler durch partielle Zersetzung desselben beim Trocknen auf Bimstein entstehen, wird ein Theil des Harns vor der Verbrennung in einem wasserfreien Luftstrom getrocknet, welcher zur Absorption des entweichenden Ammoniak titrirte Schwefelsäure passirt; dies Ammoniak auf zersetzten Harnstoff bezogen, findet alsdann bei Berechnung des calorischen Werthes des gesammten Trockenrückstandes Berücksichtigung. Ferner bedarf auch die Verbrennungswärme des »Fleischkothes« einer directen Bestimmung. — Die Verbrennungswärme der gefütterten unlöslichen Eiweisssubstanzen des Fleisches wurde im Mittel zu 5754 Cal. pro 1 *g* ge-

funden (5778 Cal. für aschefreie Substanz); die Verbrennungswärme des hieraus entstandenen Harns stellt sich auf 2706 cal. pro 1 *g* organischer Substanz, also höher als diejenige des Harnstoffs, für welche Rubner 2518 cal. ermittelte. Der Eiweisskoth (mit 7,02 pCt. N, 46,92 pCt. C und 16,50 pCt. Asche) gab bei der Verbrennung 5722 cal. pro 1 *g*, woraus sich für 1 *g* der aschefreien organischen Substanz 6822 cal. berechnen. Auf diese Daten gründet sich folgende Ueberlegung: 100 *g* trockenes Eiweiss enthielten 16,59 *g* N, von denen 0,23 im Koth, 16,36 im Harn austraten. Bezogen auf den im Harn entleerten N waren bei Eiweissfütterung auf 1 Theil N 2,5 Theile organische brennbare Stoffe mit 6,69 Cal. vorhanden, sonach für 16,36 *g* N 109,45 Cal. Von 100 Theilen Eiweiss gehen 3,24 Gewichtstheile mit dem Koth verloren, welche verbrennliche Theile im Werthe von 18,54 Cal. enthalten. Es sind demnach von den 575,4 Cal. für je 100 *g* trockenes Eiweiss die Verbrennungswerthe der nicht ausgenutzten Abfallstoffe mit 109,45 + 18,54 = 128,0 Cal. abzuziehen, so dass hierdurch der calorische Nutzeffect sich auf 447,4 Cal. reducirt. Die Quellung der Eiweisskörper nimmt nach Rubner ausserdem 0,5 pCt der Bruttowärme schätzungsweise in Anspruch (auf Grund von Nägeli's Berechnung für quellende Stärke), d. h. 2,88 Cal. für 100 *g* Eiweiss, die Lösung der im Harn auftretenden Bestandtheile (für 40,9 pCt. des eingeführten Eiweiss, 35,1 pCt. Harnstoff angenommen), auf die Lösungswärme des Harnstoffs*) bezogen erfordert 2,15 Cal. Nach Abzug dieser Werthe (2,88 + 2,15 = 5,0 Cal.) verbleiben noch, da bei der geringen Menge Koth (3 pCt der Zufuhr) eine durch Wasseraufnahme bedingte positive oder negative Wärmetönung ausser Betracht bleiben kann, 442,4 Cal. als calorischer Nutzeffect von 100 *g* Eiweiss. Das sind also nur 76,8 pCt. der Brutto-Verbrennungswärme des Eiweiss; zu Verlust gehen 23,2 pCt. Die Berechnung des calorischen Eiweiss-Nutzeffectes in der üblichen Weise durch Subtraction von ca. $^1/_3$ Harnstoff (35,5 *g*) mit 89,5 Cal. würde 485,9 Cal. ergeben haben = 84,4 pCt. des Bruttowerthes, also 7,6 pCt. zu viel.

In ganz gleicher Weise stellte Rubner den physiologischen Verbrennungswerth einer Reihe von Eiweisskörpern fest, ebenso durch Untersuchung der Ausscheidungen von im Hungerzustand befindlichen Kaninchen und Hunden den Wärmewerth der bei Hunger zersetzten Leibessubstanz. Für diese ergiebt sich nach längerer Nahrungsentziehung dasselbe Verhältniss von $\frac{C}{N}$, wie im Muskelfleisch (3,28) und kann daher wohl auch als solches betrachtet werden. Die Resultate sind in folgender Tabelle zusammengefasst:

(Siehe Tabelle S. 95.)

Anscheinend besteht demnach zwischen dem lebenden Eiweiss des Zellplasma und dem todten Nahrungseiweiss kein wesentlicher Unter-

*) Die Lösungswärme von 1 Molecül Harnstoff beträgt 3679 cal., pro 1 *g* demnach 61,32 Cal. = 2,4 pCt. der Verbrennungswärme des trockenen Harnstoffs

Substanz	N-Gehalt in Prozent	Brutto-Verbrennungswärme von 1 g (trocken) in Cal.	Verloren in den Abfallstoffen und durch Quellung etc.	Calorischer Nutzeffect nach Abzug des Verlustes	Verlust an Spannkraft in Prozent	Mit dem Verbrennungswerth von 100 g Fett*) gleichwerthig (isodynam)
Bei Hunger zersetzte Masse .	15,4	5345	1503	3842	28,1	243
Conglutin . . .	17,5	5359	1390	3969	25,9	237
Fleisch**) . . .	15,4	5345	1345	4000	25,2	236
Fibrin	16,6	5508	1329	4179	24,1	225
Eieralbumin . .	15,7	5577	1270	4307	22,7	219
Paraglobulin . .	15,6	5634	1263	4371	22,4	215
Casein	15,2	5715	1311	4404	22,9	214
Syntonin . . .	16,6	5754	1329	4424	23,2	213

schied. Es verdient aber doch hervorgehoben zu werden, dass die Uebereinstimmung beider nur in dem Sinne gilt, dass die Schärfe unserer Untersuchungsmethoden nicht gestattet, die feinsten Unterschiede darzuthun. Man kann wohl nicht bezweifeln, dass, abgesehen von der Wahrscheinlichkeit chemischer Differenzen zwischen lebendem und todtem Eiweiss, gewiss auch die physikalische Verschiedenheit beider einen Unterschied im Energievorrath bedingt, dessen Nachweis die jetzige Methodik noch nicht gestattet.

b) Eins der wesentlichsten Hindernisse zur Erlangung genauerer Resultate bildet die Unsicherheit in der quantitativen Analyse der eingeführten Nahrung. Nicht der gesammte Stickstoff darf auf Eiweiss, ebenso nicht das Aetherextract auf Fett von gleichmässiger Zusammensetzung bezogen werden, ebensowenig haben die Kohlehydrate einheitliche Zusammensetzung. Bei den N-haltigen Substanzen kommt selbst nach Ausschaltung der Amidoverbindungen noch eine Fehlerquelle in Betracht, der wechselnde Gehalt der pflanzlichen resp. thierischen Eiweisskörper an N, so dass bei der gewöhnlichen Art der Berechnung des Eiweiss (Multiplication des gefundenen (Eiweissstickstoffs) mit 6,25 oder 6,45, wobei ein N-Gehalt des Eiweiss von 16 resp. 15,5 pCt. voraus-

*) 1 g ausgeschmolzenes Schweinefett liefert durchschnittlich 9423 cal. Diese Zahl wird von Rubner als Vergleichswerth angenommen. Dasjenige Quantum eines anderen Nährstoffes, welches denselben calorischen Werth wie 100 g Fett repräsentirt, besitzt auch gleichen physiologischen Nährwerth (cf. Bd. I, Lehre vom Stoffwechsel, S. 142).

**) Aschehaltige Substanzen.

gesetzt ist) für pflanzliches Eiweiss wegen des grösseren Procentgehalts an N bis zu 18 pCt. zu hohe Werthe (bei 19 pCt. N des Pflanzeneiweiss) erhalten werden. Rechnet man z. B. aus dem animalischen Eiweiss auf Muskelfleisch, so erhält man wegen der Nichtberücksichtigung der Extractivstoffe um 15,4 pCt. zu hohe Werthe, da statt 86,6 *g**) trockenes Eiweiss 100 Theile eingesetzt werden; selbst bei quantitativer Bestimmung des reinen Eiweiss würde man ohne Trennung der einzelnen Eiweisskörper bei dem schwankenden calorischen Nutzeffect noch Unsicherheiten bis zu 10 pCt. zu gewärtigen haben.

Ueber diese Schwierigkeiten hilft sich Rubner, soweit es sich um die Durchschnittskost des erwachsenen Menschen handelt, in folgender Weise hinweg. Er vergleicht die von verschiedenen Beobachtern ermittelten Tagesrationen, gemischtes Kostmass vorausgesetzt, unter sich und findet, dass etwa 60 pCt. des aufgenommenen Eiweiss dem Thierreich und 40 pCt. dem Pflanzenreich entnommen werden. Da die animalischen eiweissartigen Nahrungsmittel, welche ausser Fleisch genossen werden, im Durchschnitt etwa die Hälfte des in Form von Muskelfleisch verzehrten Eiweiss betragen und ausserdem in ihrem Verbrennungswerthe mit ersterem fast völlig übereinstimmen, so ist es zulässig, für das Gemisch von Eiweisskörpern und Extractivstoffen den für Fleisch gewonnenen Verbrennungswerth zu Grunde zu legen. Da 94,5*) organische Theile des Muskelfleisches 400,0 Cal. an physiologischem Wärmewerth gaben, so ist für das aus animalischen Nahrungsmitteln berechnete Eiweiss pro 100 Theile organischer Substanz der Werth 423,3 Cal. zu Grunde zu legen. Für die Mischung von pflanzlichen Eiweisskörpern, welche in der Regel bei Durchschnittskost zur Verwendung kommt und etwa 53,4 pCt. C und 16,7 pCt. N enthalt, kann die Verbrennungswärme des Syntonins oder Fibrins benutzt werden, da diese ihrer Elementarzusammensetzung nach mit den hier in Betracht kommenden Eiweisskörpern ziemlich übereinstimmen. Es erscheint dieses Verfahren wenigstens rationeller, als eine Mittelzahl für pflanzliches Eiweiss einzusetzen. Man hätte also 442,4 resp. 417,9 Cal., im Mittel 430,1 Cal. für 100 *g* der in Frage kommenden pflanzlichen Eiweissstoffe als Wärmewerth zu wählen.

Wegen des höheren N-Gehalts der Eiweisskörper im Brod [aus Roggen**) und Weizen***)] wird der Eiweissgehalt um 7,9 pCt., d. h. für 100 *g* um 34 Cal. zu hoch berechnet. Effectiver Wärmewerth für 100 Brodeiweiss demnach 430 — 34 = 396 Cal.

c) Mittlere physiologische Wärmewerthe der Nährstoffe.

*) 100 *g* trockener Muskel (fettfrei, enthalten 5,5 pCt. Asche, 94,5 pCt. organische Bestandtheile, worunter 12,68 Extractivstoffe; auf 100 Theile organische Substanz kommen somit 13,4 Extractivstoffe und 86,6 pCt. Eiweisskörper.

**) Mittlerer N-Gehalt der Roggeneiweisskörper beträgt 16,3 pCt.; dies giebt nach der üblichen Methode berechnet einen 5,1 pCt. zu hohen Werth.

***) Die Eiweisskörper des Weizens enthalten durchschnittlich 17,2 pCt. N; mittelst des Reductionsfactors 6,45 werden um 10,9 pCt. zu hohe Eiweisswerthe berechnet.

Berücksichtigt man die Betheiligung der animalischen und vegetabilischen Eiweisskörper nach ihrem im Gesammt-Nahrungseiweiss vertretenen Procentsatz, so erhält man:

für animalisches Eiweiss . . .	60 · 423,3 –	2540
» vegetabilisches Eiweiss . .	40 · 396,0	1584
In Summa . .		4124 cal.

als Mittelwerth pro 1 *g* »Eiweiss«, wie es in statistischen Zusammenstellungen der menschlichen Kost sich findet (rund **4,1 Cal.**).

Einfacher zu übersehen ist die Berechnung des Wärmewerthes des Fettes. Der Aetherextract der Pflanzen, das »Fett« der analytischen Nahrstofftabellen kann gegenüber den verzehrten Mengen von thierischen Neutralfetten und von Speiseöl vernachlässigt werden. Berück sichtigen wir die Stohmann'schen Wärmewerthe der vorzugsweise benutzten Fette, so erhalten wir für 1 *g*

Thierfett	9381
Butterfett	9192
Olivenöl	9400
im Mittel . .	9324 cal.,

rund **9,3 Cal.**

Durch Benutzung dieser Mittelzahl werden für die Berechnung des Fettes Fehler eingeführt, welche wenig über 1 pCt. betragen.

Als Wärmewerth für »Kohlehydrate« wählt Rubner das wahrscheinliche Mittel aus den einzelnen, hauptsächlich in der Nahrung vorkommenden Repräsentanten dieser Gruppe und berechnet es folgendermassen:

Es liefern nach Stohmann je 1 *g* (wasserfrei).

Traubenzucker	3692
Milchzucher	3877
Rohrzucker	3866
Stärke	4123
im Mittel . .	3890

Wegen des Wärmeverlustes der Stärke bei Quellung würde der Werth für Stärke zu erniedrigen sein; andrerseits aber müssten in Folge der theilweise zu hohen Eiweissberechnung die Wärmewerthe für sämmtliche Kohlehydrate erhöht werden. Ausserdem bliebe zu beachten, dass die Stohmann'schen Zahlen durchschnittlich um 1 pCt. niedriger sind, als die von Rubner ermittelten. Berücksichtige man ferner die in der Nahrung überwiegende Menge des Stärkemehls mit seinem, die übrigen Kohlehydrate im Grossen und Ganzen übertreffenden Wärmewerthe, so sei zur Abgleichung der verschiedenen Fehlerquellen der Werth **4,1 Cal.** für 1 *g* Kohlehydrat angemessen.

d) Nimmt man als Kostmaass für einen 67 *kg* schweren Menschen bei leichter achtstündiger Arbeit (II. Arbeitskategorie) das Mittel aus den von Playfair, Moleschott, Wolff und Voit angegebenen Rations sätzen an, so ergiebt sich hieraus die Bruttoverbrennungswärme:

	Gramm	Cal.
Eiweiss	121,75	498
Fett	45,5	423
Kohlehydrate	530,9	2170
in Summa . . .		3091

e) Der Wärmeverlust durch Abscheidung nicht verbrannten Materials beträgt bei gemischter Kost 8,11 pCt. der Bruttowärme; es sind demnach von obiger Summe 251 Cal. abzuziehen. Der Rest 2840 Cal. würde demnach den gesammten Energievorrath der Nahrung darstellen. In gleicher Weise berechnen sich aus den Angaben von Playfair und Forster **2868 Cal.**, die Rubner für die II. Kategorie als massgebend annimmt. Für Personen, welche sich keiner manuellen Arbeit unterziehen, sondern nur die zur Locomotion unumgänglichen Bewegungen vollführen (I. Arbeitskategorie), und solche, denen schwerere Arbeit obliegt (übrigen Arbeitskategorien) andert sich der Nahrungsconsum und demgemäss auch der Nettowerth der Verbrennungswärme:

Arbeitskategorien	Condition	Verbrennungswärme (netto) pro 67 *kg* in 24 Stunden	pro Kilo und Stunde	Im Hunger verbrauchte Energie (2303) = 100 gesetzt	Der Energieverbrauch in Cal. vertheilt sich procentisch auf Eiweiss	Fett	Kohlehydrate
		Calorien					
	Hungerzustand und Ruhe	2303	1,44	100	12,1	87,9	—
I	Aerzte, Beamte . .	2445	1,57	105	19,2	29,8	51,0
II	Soldaten, Handwerker, Tagarbeiter .	2868	1,79	125	16,7	16,3	67,0
III	Maschinenarbeiter (v. Voit's Raddreher)	3362	2,1	146	18,8	17,9	63,3
IV	Bergleute, Ziegelarbeiter, Bauernknechte	4790	2,98	208	13,4	21,2	65,4
V	Holzknechte . . .	5360	3,34	232	8,3	38,7	53,0

Mit Ausnahme der ersten Colonne in vorstehender Tabelle enthalten die täglichen Verbrauchswerthe der Energie implicite die mechanische Arbeit, welche von den einzelnen Kategorien geleistet wurde. Der Arbeitswerth eines Angehörigen der II. Kategorie beträgt nach empirischer Ermittelung in mechanischem Maass ausgedrückt 7 *kg* Mt. pro Secunde.

Achtstündige Beschäftigung vorausgesetzt, ergiebt dies $7 \cdot 8 \cdot 3600 =$

201 600 *kg* Mt als äussere Kraftproduction (c'). Der gesammte Verbrauchswerth in mechanischem Maass (c + c') beziffert sich aber auf 1 216 032 *kg* Mt; das Verhältniss $\frac{c'}{c + c'}$, der wirkliche Nutzeffect, ist dementsprechend = $^1/_6$ (nach Helmholtz $^1/_5$).

f) Wollen wir die Berechnung der Totalleistung des Organismus durchführen, so müssen wir ausserdem noch die Arbeit des Herzens und der Athmungsmuskeln (zusammen 80 000 *kg* Mt) die »statische Arbeit« nach Beclard und die accessorischen eventuellen Muskelleistungen berücksichtigen, insgesammt mit 100 000 *kg* Mt. Dann steigt der Quotient der Kraftutilisation auf $\frac{301\,600}{1\,216\,032} = \frac{1}{4{,}5}$ rund $\frac{1}{4}$, ein Werth, welcher sich in vollkommener Uebereinstimmung mit den bei Besprechung der Wärmebildung durch Muskelcontraction mitgetheilten Erfahrungen befindet. — In calorischem Maass ausgedrückt, beläuft sich die äussere Arbeit auf 474 Cal. Die effective Wärmeproduction findet man nun durch Subtraction dieser Zahl von dem Nettowerthe der Verbrennungswärme; 2868 — 474 = 2394 Cal. ist somit die gesuchte Wärmeproduction, welche nur wenig mehr ausmacht, als der Betrag der Wärmeproduction im Hungerzustand.

Vergleichen wir den Kraftwechsel der uns beschäftigenden Arbeitsklasse mit dem hungernden Organismus etwas näher.

Da nach Danilewsky bis zu 44 pCt. günstigsten Falls in Arbeit umgesetzt werden kann, dies aber nicht die Regel bildet, so wird, was auch obige Rechnung bestätigt, die Annahme eines mittleren Arbeits-Nutzeffects von $\frac{1}{4}$ berechtigt sein. Demgemäss erfordert der Gewinn von einer 474 Cal. äquivalenten Arbeit einen vierfachen Aufwand an Spannkraft im Betrage von 1896 Cal. Der Gesammtumsatz war zu 2864 Cal. festgestellt, es verbleibt sonach 2864 — 1896 = 968 Cal., welche nicht zur Arbeitsleistung benöthigt waren. Dass Kraftmaas beträgt für den Hungerzustand 2303 Cal.; nach Abzug der für die Arbeit benöthigten Energie bleibt also nicht einmal die Hälfte des Kraftumsatzes eines Hungernden übrig; die Erklärung für diesen Unterschied kann nicht schwer fallen. Der Hungernde, ebenso der Ruhende benöthigt den lebhaften Kraftwechsel, um den abkühlenden Momenten gerecht zu werden; geht man zur Arbeit über, so vermag ein grosser Theil jener Zersetzung, welche unterhalten wird, um die Abkühlung zu verhindern, deshalb in Wegfall zu kommen, weil die bei der Arbeit producirte Wärme den Wärmeverlust des Körpers decken hilft. Es weisen diese Thatsachen unmittelbar auf diejenigen regulatorischen Einrichtungen hin, welche die Homoiothermen nachweislich befähigen, die Constanz der Körpertemperatur innerhalb bestimmter Grenzen aufrecht zu erhalten. Bevor wir zur Discussion der Wärmeregulirung schreiten, erfordern unsere nächsten Interessen, auf die vorerwähnten Verhältnisse bei den Hausthieren zurückzukommen.

3. **Indirecte Bestimmung bei Hausthieren.** Für kleinere Thiere lässt sich die Wärmeproduction, wie bekannt, calorimetrisch bestimmen, eine Methode, die bei den grösseren Hausthieren auf die grössten technischen Schwierigkeiten stossen würde. Es bleibt zunächst nur die Möglichkeit offen, durch Rechnung unter ähnlichen Verhältnissen, wie sie Rubner anstellte, aus den durchschnittlichen Tagesrationen die Wärmeproduction resp. die Grössen des Gesammtverbrauchs von Energie zu ermitteln.

Die Rechnung vereinfacht sich für die Hausthiere insofern, als die resorbirbaren Nahrstoffmengen für die verschiedenen Futtermittel bekannt sind resp. aus den Futtermitteltabellen sich entnehmen lassen. Die Frage, wieviel Calorien 1 *g* resorbirter Nährstoff bei der Umsetzung im Organismus zu liefern im Stande ist, braucht auch nicht mehr besonders erwogen zu werden. E. Wolff hält die Rubner'schen Werthe auch für die Hausthiere anwendbar, und sind bereits die bei Untersuchung der Grosse des Stoffwechsels nothwendigen Rechnungen mit Hülfe derselben durchgeführt worden.

Unter diesen Voraussetzungen ergeben sich folgende, aus den Wolff'schen Tabellen berechnete Daten.

Thiergattung	Verbrennungswärme (netto) pro 500 *kg* u. 24 Std.	Verbrennungswärme (netto) pro *kg* u. Std.	Im Hunger u. minimal. Stallfutter verbrauchte Energie (19 000) = 100 gesetzt	Der Energieverbrauch in Cal. vertheilt sich procentisch auf: Eiweiss	Fett	Kohlehydrat
	Calorien					
Ochse im Hungerzustand*) . .	19 500	1,63	100	25,5	74,5	—
Ochsen bei voller Stallruhe und Erhaltungsfutter	18 600	1,55		8,0	4,0	88,0
Ochsen bei mittlerer Arbeit	27 900	2,32	145	11,0	6,0	83,0
Ochsen bei starker Arbeit	34 400	2,86	180	14,3	7,2	78,5
Pferde bei mässiger Arbeit	24 500	2,04	129	12,5	8,0	79,5
Pferde bei mittlerer Arbeit	29 600	2,46	155	12,5	10,0	77,5
Pferde bei starker Arbeit	37 200	3,10	196	15,4	10,6	74,0
Pferde bei mässiger gemessener Arbeit**)	24 600	2,05	129	10,5	24,5	65,0
Pferde bei mittlerer gemessener Arbeit***)	28 100	2,34	148	11,0	23,0	66,0
Feinere Wollschafe	27 700	2,10	-	11,1	4,4	84,5
Zuchtschweine	35 000	2,91	—	11,7	8,3	80,3

*) Grouvens Versuchsochse bei achttägigem Hunger.

**) Pferd von 471 *kg*, welches bei einem Futter von 3 *kg* Heu und 5,5 *kg* Hafer 818 238 *kg* Mt Tagesarbeit leistete.

***) Dasselbe Pferd, welches bei einer Ration, bestehend aus 3 *kg* Heu und 7,0 *kg* Hafer 1 608 201 *kg* Mt Tagesarbeit leistete. In beiden Fällen ist der calorische Werth des Futters in der Tabelle auf 500 *kg* Körpergewicht bezogen.

a) Die erste Zahlenreihe giebt die gesammte, im zugeführten Futter enthaltene Energie wieder, incl. jener, die zur Production von mechanischer Arbeit gedient hat. Da in zwei Fällen die letztere direct gemessen wurde, lässt sich der Nutzeffect der für äussere Arbeit verbrauchten Energie berechnen.

Hält man den für das Rind im Ruhezustand nothwendigen Kraftaufwand von 10 000 Cal. entsprechend 4140 *g* Nährstoff auch für das ruhende Pferd zulässig und nimmt man an, dass der Ueberschuss in der reichlicher bemessenen Nahrung des Gebrauchspferdes die mechanische Arbeit liefere, so würden für letztere, auf das 471 *kg* schwere Pferd bezogen, bei mässiger gemessener Arbeit nach Abzug des entsprechenden Ruhewerthes 23 200—17 900 = 5300 Cal. verfügbar sein. Die effective Arbeitsproduction von 818 238 *kg* Mt entspricht $\frac{818\,238}{424} = 1930$ Cal. Da in den 5300 verfügbaren Cal. die äussere Arbeit enthalten sein muss, so beträgt der Nutzeffect $\frac{1}{2{,}74}$ = **36,5 pCt.**

Diese Rechnung enthält jedoch noch einige Unsicherheiten. Der für die Erhaltung des Körpers von dem gesammten Energievorrath des Futters in Abzug zu bringende Werth, welcher für das ruhende Pferd mit 17 900 Cal. festgestellt war, ist auch für das arbeitende Pferd beibehalten worden. Die Annahme eines constanten Grundwerthes für Erhaltungsfutter bei ruhenden und arbeitenden Thieren ist mit den Rubner'schen Deductionen über die Abnahme des für die Wärmeökonomie nothwendigen Minimums an verbrauchter chemischer Energie während zunehmender Arbeitsleistung nicht vereinbar. In welchem Grade die Abnahme erfolgt ist zwar unbekannt, im Princip wird man aber eine solche zugeben müssen. Wenn wir auch nicht so weit gehen wollen wie Rubner, welcher den zur Erhaltung der Körpers nothwendigen Minimalbedarf für den Arbeiter auf die Hälfte reducirt, so wollen wir doch versuchsweise den vierten Theil jener Quote, d. h. $\frac{17\,900}{4} = 4500$ Cal. von dem Erhaltungswerth in Abzug bringen und mit der kleineren Grösse 17 900 — 4500 = 13 400 die Rechnung wiederholen. Es ist hierzu umsomehr Veranlassung vorhanden als auch Wolff mit einer annähernd gleichen Zahl rechnet (Bd. I S. 140). Die zur Erhaltung von 500 *kg* Lebendgewicht erforderliche Nährstoffmenge beträgt nach seinen Ermittelungen, allerdings ohne Berücksichtigung der Cellulose, 3350 *g* mit 13 700 Cal. Das 471 *kg* schwere Pferd erfordert demnach 3160 *g* Nährstoffe mit 13 000 Cal. Unter obiger Voraussetzung ergeben sich 23 000 — 13 400 = 9800 Cal. als der für die Arbeit disponible Energievorrath. Zu mechanischer Arbeit verbraucht sind 1930 Cal. Der Nutzeffect ermässigt sich auf $\frac{1}{5}$ = **20 pCt.** Hieraus geht hervor, dass der Nutzeffect nicht grösser sein kann, als die zuerst angegebenen Procente aussagen, unsere erste Berechnungsweise lieferte einen Maximalwerth.

Eine weitere Unsicherheit liegt in der Verrechnung der Cellulose. In den obigen Beispielen ist die »verdaute« Cellulose mit ihrem vollen Verbrennungswerth eingesetzt. Von mancher Seite wird dagegen kein Widerspruch erhoben werden. Man wird aber nicht bestreiten können, dass sich der calorische Effect mindestens um den Wärmewerth des im Darmcanal aus Cellulose entstehenden Sumpfgases verringert. Da aus 100 *g* Cellulose (entsprechend 414,6 Cal.) nach den Untersuchungen Tappeiner's ungefähr 6,0 *g* CH_4 entstehen (Verbrennungswärme von 1 *g* $CH_4 = 13,2$ Cal.), so wären von dem Bruttoverbrennungswerth der Cellulose $6 \cdot 13,2 = 79,2$ Cal., d. h. rund 19 pCt. in Abzug zu bringen oder mit andern Worten, 100 Theile Cellulose sind äquivalent mit 80 Theilen nutzbarem Kohlehydrat (Stärke) unter der Voraussetzung, dass die bei der Cellulosegährung nebenher entstehende Essigsäure und Buttersäure vollständig im Organismus zu CO_2 verbrannt werden. Nimmt man auf diese Verhältnisse Bedacht, so würde in der Ausgangsgleichung der Werth auf der rechten Seite ein wenig herabgehen, der Einfluss auf den Nutzeffect konnte aber nur in kaum bemerkbarer Weise im Sinne einer Erhöhung desselben bemerkbar sein. Aus diesem Grunde, namentlich aber wegen der Unsicherheit über das Schicksal der Hauptmasse der Cellulose wird man dem Vorgehen von Wolff, die Cellulose gänzlich aus der Berechnung des Kraftwechsels zu eliminiren, bis auf Weiteres zustimmen können.

Bei mittlerer gemessener Arbeit verzehrte das 471 *kg* schwere Pferd 3 *kg* Heu und 7 *kg* Hafer, dessen resorptionsfähiges Material incl. »verdaulicher« Cellulose 26 500 Cal. entspricht. Hieraus ergiebt sich 26 500 — 17 900 = 8600 Cal. verfügbare Energie. Wärmewerth von 1 608 201 *kg* Mt. = 3800 Cal.; somit entfallen auf 1 Cal. Arbeitswärme 2,26 Cal. noch nebenher. Der maximale Nutzeffect beträgt in diesem Falle $\frac{1}{2,26} = \mathbf{44}$ **pCt.**

b) Bei den verschiedenen Thiergattungen sind nur die Hunger- resp. Ruhewerthe, auf die Körpergewichtseinheit bezogen, unter sich vergleichbar. Auf 1 *kg* und auf 1 Stunde berechnet liefert das Rind 1,6, das Schaf 2,1, das Schwein 2,9 Cal., d. h. mit abnehmender Körpergrösse nimmt die Wärmeproduction für Gewichtseinheit zu. Dieselbe Beobachtung lässt sich bei Vergleich von Thieren derselben Gattung, aber verschiedener Grösse machen.

Rubner ermittelte bei Hunden verschiedener Grösse im Hungerzustand aus der Analyse der Körperausgaben den Eiweiss- und Fettverbrauch und bestimmte danach die calorischen Werthe des zersetzten Materials, wobei noch die etwas zu hohen Danilewsky'schen Werthe benutzt wurden. Hieraus ergeben sich für Hunde im Gewicht von:

Kilogramm	Verbrennungswärme*) pro 500 *kg* und 24 Stunden	pro Kilo und Stunde
	Calorien	
31	19 100	1,58
24	20 400	1,70
20	22 500	1,87
18	23 100	1,92
10	30 600	2,55
6	34 000	2,84
3	45 400	3,78

Eine weitere Illustration für die Abhängigkeit der Wärmeproduction von der Grösse der Thiere liefern die von Desplats u. A. durch calorimetrische Bestimmungen gefundenen Zahlen bezüglich kleiner Säuger und Vögel. Es produciren pro Kilo und Stunde:

Enten	6,0	Cal.
Tauben	10,1	»
Ratten	11,3	»
Meerschweinchen . . .	12,45	»
Sperlinge	34,50	»
Finken	35,65	»

Keinenfalls dürfen wir bei Vergleichung der vorstehenden Werthe ausser Acht lassen, dass dieselben Mittelzahlen darstellen, welche wesentlich gleichbleibende äussere Verhältnisse voraussetzen.

c) Es giebt aber eine Reihe von Umständen, welche auch bei einem und demselben Individuum die Wärmebildung in erheblichem Betrage ihres Durchschnittswerthes beeinflussen können. Als Beispiel sei ein Versuch von K. v. Hösslin angeführt, den derselbe mit zwei männlichen Hunden gleichen Wurfes anstellte. Die Thiere waren bis zum Beginn des Versuches mit vollkommen gleicher Nahrung aufgezogen und bei gleichmässiger Temperatur gehalten worden. Im Alter von einigen Wochen wurden sie getrennt. Die Temperatur im

*) Die Versuchsdaten sind bei Temperaturen zwischen 12,7—23,6° erhalten. 1° Temperaturunterschied soll eine Aenderung des Sauerstoffverbrauchs (als Maass für die Verbrennungsvorgänge angenommen) um 1,11 pCt. bewirken. Auf Grund dieser Annahme reducirt Rubner die Verbrennungswärme auf 15° Aussentemperatur. Da der Einfluss der Temperaturschwankungen in der umgebenden Luft auf die Verbrennungsprocesse bei Thieren von Gruber pro 1° Differenz zu 2—2,5 pCt. berechnet wird, sind hier die nicht corrigirten Zahlen als Grundlage für die entworfene Tabelle angenommen. Der hierdurch bedingte Fehler ist kaum grösser als der durch eine unsichere Correctur bewirkte.

Stalle des Hundes A betrug im Mittel 5°, die im Behälter des Hundes B im Mittel 31,5—32°. Das Gleichbleiben der Temperatur vermittelte ein Soxhlet'scher Regulator. Die Luft für A strich vor Eintritt in den Stall über Eis, war also fast trocken, während sie für B über Wasser von ca. 28° geleitet und auf diese Weise mit Wasserdampf fast gesättigt wurde. Die Nahrung blieb auch jetzt für beide gleich bemessen. Nach Verlauf von 88 Tagen fand sich — bei fast gleicher Muskel- und Organmasse beider Hunde —, dass B um 950 g, A hingegen nur 430 g Fett angesetzt hatte. A hatte demnach pro Tag durchschnittlich 6 g Fett mehr verbraucht als B, was einer Steigerung der Wärmebildung um 12 pCt. entsprach. Dass die Differenz in der Wärmeproduction nicht noch augenfälliger auftrat, verhinderte ein Wechsel der Behaarung, welcher in der dritten Versuchswoche begann und in der siebenten ziemlich abgeschlossen war. A bekam ein ungeheuer feines, wolliges, dichtstehendes Haarkleid mit spärlich eingestreuten grösseren Haaren, während B nur grössere, lange, relativ dicke, aber spärliche Haare ohne Wollhaare bekam. Dieser Haarwechsel fehlte bei einem dritten Hunde gleichen Wurfes, der sonst wie A und B gefüttert, aber bei einer Temperatur von 24,5 aufgezogen wurde. Ferner vermied A jede Wasseraufnahme, B jedoch, obwohl in mit Wasser fast gesättigter Luft lebend, nahm täglich viel Wasser zu sich. Wäre der Selbstschutz nicht eingetreten, dann würde die Wärmeproduction des im kälteren Klima lebenden Hundes sicherlich noch grösser gewesen sein. Nach Rosenthal können die Wärmewerthe von einem und demselben Thier unter extremen Verhältnissen um 50 pCt. und mehr von einander abweichen.

Unzweifelhaft haben wir es hier mit regulatorischen Einflüssen zur Erhaltung der Constanz der Körpertemperatur zu thun, deren Ausdehnung wir nunmehr zum Gegenstand unserer Besprechung machen wollen.

VI. Wärmeregulation.

Augenscheinlich stellt die mittlere Körpertemperatur der Homoiothermen ein Optimum dar, d. h. es ist diejenige Wärme, welche alle im Körper ablaufenden, mit der Erhaltung des Lebens eng verknüpften Stoffwechselprocesse am günstigsten beeinflusst. Erhebliche Abweichungen führen zu mehr oder minder hochgradigen Störungen im thierischen Haushalt und können Veranlassung geben zum völligen Stillstand der Organfunctionen, zur Vernichtung des Lebens.

Soll die Temperatur eine constante bleiben, so muss in der Zeiteinheit ebenso viel Wärme producirt werden, als zur Abgabe gelangt. Alle jene Einflüsse, welche die Eigenwärme des Körpers zu ändern vermögen, werden innerhalb einer gewissen physiologischen Breite durch eine Regulation im entgegengesetzten Sinne paralysirt. Wurde durch irgend eine Zustandsänderung, z. B. eine Erhöhung der Körpertemperatur gesetzt, so bewirkt der Mechanismus der Regulation a tempo eine entsprechende Erniedrigung und umgekehrt. Die Regulation des Organismus ist eine zweifache:

Regulirung der Wärmeproduction und Regulirung der Wärmeabgabe.

1. **Regulirung der Wärmeproduction.** Von jenen Momenten, welche zur Wärmeproduction in mehr oder weniger directer Beziehung stehen, wäre anzuführen a) die Grösse der Thiere. Aus dem Zahlenmaterial des vorangehenden Abschnittes ergiebt sich bei Vergleichung der Einzeldaten, dass die Wärmeproduction mit zunehmender Grösse der Thiere zunimmt, aber nicht proportional dem Körpergewicht, sondern in abnehmendem Verhältniss; der Quotient: Wärmeproduction dividirt durch Körpergewicht, fällt um so kleiner aus, je grösser das Thier ist. Schon 1847 erkannte Bergmann als wesentlichen Grund hierfür die relative Abnahme der Körperoberfläche bei zunehmender Grösse der Thiere. Der Körperinhalt nimmt proportional dem Cubus, die Oberfläche nur in quadratischem Verhältniss zu. Die allgemeine Gültigkeit dieses Satzes bestätigten die Dulong'schen calorimetrischen Versuche insofern, als Helmholtz aus den Versuchsdaten für kleinere Hunde, auf die Einheit des Körpergewichts bezogen, eine höhere Production constatirte, wie für die grösseren Exemplare. Rameaux präcisirte 1857 diesen Satz etwas genauer in der Form: Bei ein und derselben Thierspecies geht die Wärmebildung (der Umsatz) genau proportional der Grösse der Oberfläche und genau proportional k , worin k das Körpergewicht bedeutet. Immermann rechnet mit der Formel $W = ak^{\frac{2}{3}}$, wesentlich gleichbedeutend mit der Meeh-Rubner'schen $O = kG$, worin a resp. k Constanten sind, deren Werth nach der Thiergattung und bestimmten Lebensverhältnissen wechselt. Neuerdings hat Rosenthal sich mit dem Abhängigkeitsverhältniss von Körpergrösse und Wärmeproduction eingehender beschäftigt und zwar an der Hand calorimetrischer Versuche, indem er die Gültigkeit der nachstehend abgeleiteten Formel an wirklich gemessenen Zahlen prüfte.

Auf jedes Thier mit constanter Temperatur ist die Theorie des Luftcalorimeters anwendbar*); solange die Temperatur eine constante bleibt, verhalten sich Wärmeproduction und Verlust gleich. Wenn der Verlust von der Oberfläche abhängig ist, so muss unter der angedeuteten Voraussetzung directe Proportionalität bestehen. Definiren wir mit W den Wärmeverlust, mit N die Production in calorischem Maass, mit O die Körperoberfläche und mit α einen, von physiologischen Zuständen des Versuchsthieres abhängigen constanten Factor, so gilt die Gleichung:

$$(1) \quad N = W = \alpha O.$$

Die absolute Körperoberfläche lässt sich nur schwierig genau feststellen, wohl aber vermag man bei geometrisch ähnlichen Körpern das Verhältniss zwischen Oberfläche und Inhalt mathematisch auszudrücken. Ziehen wir von den geometrischen Schwerpunkten ähnlicher Körper homologe Strahlen nach homologen Punkten der Oberfläche, z. B. nach O und o der umstehenden Körperdurchschnitte, dann gelten für die betreffenden Figuren die Proportionen

*) Damit soll nicht gesagt sein, dass der Vergleich unter allen Umständen zutrifft. Bei Schwankungen der Aussentemperatur sind die Aenderungen in der Wärmebildung verschieden von den Aenderungen der äusseren Wärmeabgabe, namentlich nicht genau proportional der Differenz zwischen Aussen- und Innentemperatur.

$$SA : sa = SB : sb = SC : sc \ldots .$$

und zwar nicht nur für die in dem Schema wiedergegebenen, sondern für alle homologen Schnitte. Denken wir uns aus sämmtlichen Strahlen diejenigen mittlerer Länge gebildet, R und r, dann erweitert sich die Proportion in

$$R : r = SA : sa = SB : sb = SC : sc \ldots .$$

d. h. wir haben die beiden unregelmässigen Körper ersetzt durch zwei Kugeln, deren Radien die arithmetischen Mittel aus sammtlichen Radii vectores der einzelnen Körper sind. Für Kugeln bestehen zwischen Oberfläche (O_κ und o_κ) und Radien folgende Beziehungen:

$$(2) \quad O_\kappa = 4R^2\pi \; ; \; o_\kappa = 4r^2\pi$$

$$O_\kappa : o_\kappa = 4R^2\pi : 4r^2\pi = R^2 : r^2$$

demnach auch

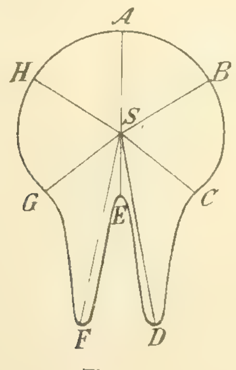




Fig. 2.

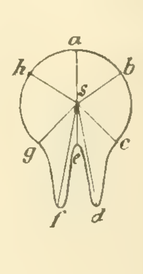


Fig. 3.

$$O : o = O_\kappa : o_\kappa = R^2 : r^2$$

R und r sind unbekannt und lassen sich eliminiren. Das Volumen der Kugel, ausgedrückt durch den Radius, giebt Gleichung

$$(3) \quad V_\kappa = \frac{4}{3} R^3 \pi \text{ an;}$$

somit das Volumen der zu vergleichenden ähnlichen Körper

$$V : v = V_\kappa : v_\kappa = R^3 : r^3.$$

Durch Umformung von (3) nach R und r erhält man:

$$R = \sqrt[3]{\frac{3}{4\pi}} \cdot \sqrt[3]{V_\kappa} \text{ und } r = \sqrt[3]{\frac{3}{4\pi}} \cdot \sqrt[3]{v_\kappa}$$

Die Werthe von R und r in (2) eingesetzt, ergiebt die Beziehung zwischen Kugeloberfläche und Volumen:

$$O_\kappa = 4\pi \sqrt[3]{\left(\frac{3}{4\pi}\right)^2} \cdot \sqrt[3]{V_\kappa^2} \text{ und } o_\kappa = 4\pi \sqrt[3]{\left(\frac{3}{4\pi}\right)^2} \cdot \sqrt[3]{v_\kappa^2}$$

Was für Kugeln gilt, hat auch Geltung für Korper mit unregelmässiger Oberfläche, vorausgesetzt, dass die rechte Seite mit einem von der Körperform abhängigen Proportionalitätsfactor (m) multiplicirt wird, also

$$O = m\, 4\pi \sqrt[3]{\left(\frac{3}{4\pi}\right)^2} \cdot \sqrt[3]{V_x^2} \text{ u. s. w.}$$

Die Grösse m ist unbekannt, aber, so lange es sich um geometrisch ähnliche Körper handelt, constant. Da auch der Factor

$$4\pi \sqrt[3]{\left(\frac{3}{4\pi}\right)^2}$$

sich nicht ändert, kann man beide Constanten unter der Bezeichnung ω zusammenfassen, wodurch die letzte Gleichung die Form annimmt

$$O = \omega \sqrt[3]{V^2} \text{ u. s. w.}$$

Für das Volumen V darf man ohne Weiteres das Gewicht (G) einsetzen, da $G = sV$ und s (das specifische Gewicht) bei Thieren derselben Art als unveränderlich betrachtet werden kann. Daher

$$O = \omega \sqrt[3]{G^2} \text{ und } o = \omega \sqrt[3]{g^2}$$

Durch Einführung dieses Werthes in Gleichung (1) geht jene über in

$$(4)\quad N = W = \alpha\omega \sqrt[3]{G^2} \text{ und}$$

$$n = w = \alpha\omega \sqrt[3]{g^2}$$

Die Factoren α und ω lassen sich gesondert nicht ganz sicher bestimmen. Trotzdem bleibt die Formel brauchbar, wenn wir unter möglichst gleichen physiologischen Verhältnissen untersuchen (α constant) und Thiere derselben Art und Körperform vergleichen (ω constant). Für $\alpha \cdot \omega$ setzen wir A und schreiben

$$(5)\quad N = A \sqrt[3]{G^2} = A G^{\frac{2}{3}} = A \frac{G}{\sqrt[3]{G}} \quad \text{oder} \quad \frac{N^{*)}}{G} = \frac{A}{\sqrt[3]{G}} \text{ u. s. w.}$$

Aus Senator's Versuchen berechnet sich der Werth von A für nüchterne Hunde (20—26 Stunden nach Fütterung), wenn die Versuche mit dem Hunde C ausser Betracht bleiben, zu 48,8. Unter Annahme dieses Werthes für A würde sich für Rosenthal's Hund von 5,2 *kg* N = 14,647 st. Cal. ergeben $\left(\frac{N}{G} = 2{,}82 \text{ Cal.}\right)$ während in Wirklichkeit, 21—27 Stunden nach der Nahrungsaufnahme, N = 4,124 s. cal. = 14,846 st. Cal. $\left(\frac{N}{G} = 2{,}88 \text{ Cal.}\right)$ gefunden wurde, eine genügende Uebereinstimmung, welche obigen Werth von A für hungernde Hunde anwendbar erscheinen lässt, um aus dem Körpergewicht mit Hülfe von A (rund 49,0) die Wärmeproduction zu berechnen.

Es gilt daher der Satz: Die Wärmeproduction der Warmblüter ist, wenn alle sonstigen Umstände gleich sind, proportional der dritten Wurzel aus dem Quadrat des Körpergewichts. In anderer Formulirung: Die Wärmeproduction ist cet. par. proportional dem Körpergewicht und umgekehrt proportional der dritten Wurzel aus dem Gewicht des Thieres (5); oder auch: sie ist proportional der Oberfläche des Körpers (1), für welche das von der Körperform abhängige Verhältniss zum Körpergewicht gesetzt werden kann (4).

*) Wärmeproduction in Stunden-Calorien pro Kilo.

b) In welchem Maassstabe mit zunehmender Grösse die Körperoberfläche, auf die Gewichtseinheit bezogen, sich vermindert, geht aus der unten angeführten Tabelle hervor. Dieser relativen Verminderung der Oberfläche entsprechend, nimmt auch die Möglichkeit des Wärmeverlustes ab, weshalb grosse Thiere zur Deckung des Wärmeverlustes pro Körperkilo weniger Wärme zu produciren brauchen. Hierbei ist stillschweigend vorausgesetzt, dass gleiche Flächen in der Zeiteinheit annähernd gleiche Wärmemengen abgeben, eine Voraussetzung, welche durch die Zahlen der letzten Rubrik in folgender, Rubner's Hunde betreffender Tabelle zur Genüge bestätigt wird:

Kilogramm	Oberfläche in Ctm²	Pro Kilo Oberfläche in Ctm²	Pro Mt² Oberfläche producirte st.-Cal.	Pro Mt² Oberfläche in 24 Stunden producirte Wärme in Cal.
31,20	10 750	344	4,60	1100
24,00	8 805	366	4,65	1112
19,80	7 500	379	4,95	1188
18,20	7 662	421	4,65	1112
9,61	5 286	550	4,67	1120
6,50	3 724	573	4,96	1190
3,19	2 423	760	4,98	1195

Im Mittel beträgt die Wärmeproduction des Hundes bei Ruhe und Hunger pro Mt² Oberfläche und 24 Stunden 1145 Cal., auf 15° Aussentemperatur berechnet 1143 Cal., eine Zahl, die sich nach Correction der ursprünglich für die Rechnung benutzten Danilewsky'schen Verbrennungswerthe auf 1112 erniedrigt und mit der aus Senator's calorimetrischen Versuchen gefundenen (1065) bis auf 4,4 pCt. übereinstimmt.

Mit Hülfe dieser Zahl leitet Rubner seine Formel ab zur Berechnung der Wärmeproduction $W = n \cdot k \cdot \sqrt[3]{G^2}$, worin n*) die Wärmeproduction pro Ctm² (= 11,12), k die Constante 11,16 und G das Körpergewicht bedeutet oder auch W = n O (O = Körperoberfläche).

Vergleichen wir die Rosenthal'sche Formel (1) N = W = α O und die Rubner'sche W = n O, so hat man zu berücksichtigen, dass Rubner mit 24stündiger Wärmeproduction rechnet. Da sonst Identität zwischen

(5) $N = W = \alpha\,\omega \sqrt[3]{G^2} = A \sqrt[3]{G^2}$ und $W = n k \sqrt[3]{G^2}$ besteht, so müsste auch $A = \frac{n k}{24}$ sein. Man findet den letzteren Werth zu $\frac{11,12 \cdot 11,16}{24} = \frac{124,1}{24} =$ 52, eine Uebereinstimmung mit A = 49, wie sie bei der gänzlich ab-

*) Die Zahl n ist bei den verschiedenen Thierspecies verschieden. Aus Versuchen von Regnault, Reiset, Kuckein berechnet Rubner für 3 *kg* schwere Kaninchen (mit 13 pCt. Darminhalt) 7,17, für gleich schwere Hühner 8,92.

weichenden Art der befolgten Methodik genügt. Unter Benutzung der von Rubner aus Senator's Versuchen ermittelten Zahl 10,65 für das n in der ersteren Formel ergiebt sich noch grössere Genauigkeit, nämlich $\frac{10,65 \cdot 11,16}{24} = \frac{118,25}{24} = 49,7$. Aus den calorimetrischen Versuchen an Rosenthal's nüchternen Hunden findet man $A = 49,325$. Hiernach würde man vielleicht berechtigt sein, sich für A auf 49,5 zu einigen.

Mit Aenderung der Bedingungen, unter welchen die Wärmeproduction erfolgt, werden sich die für das hungernde Thier ermittelten Constanten ändern. Durch die Betrachtung der verschiedenen Umstände, welche auf die genannten Grössen von Einfluss sind, erfahren wir zugleich die weiteren Factoren, mit denen die Regulirung der Wärmeproduction im Zusammenhang steht. Ein solcher Einfluss wird geltend gemacht durch

c) Die Gattung. Bei nüchternen Kaninchen von durchschnittlich 2,235 *kg* fand Rosenthal $A = 33$. Lassen wir in der Rubner'schen Formel den Werth $k = 11,16$ auch für Kaninchen zu, so ergiebt sich mit Verwendung des Werthes $n = 7,17$ für genannte Thierspecies die Constante $A = \frac{7,17 \cdot 11,16}{24} = 33,3$. Nimmt man für einen 67 *kg* schweren Menschen im Hungerzustand den Rubner'schen Werth von 2303 Cal. in 24 Stunden an (cf. S. 98), so erhält man $A = 56,5$, eine Zahl, welche wesentlich höher, als die beim Hund und Kaninchen gefundene. Es ist dieser Umstand möglicherweise darauf zurückzuführen, dass die Kleidung relativ weniger vor Wärmeverlust schützt, als der Haarpelz des Thieres, so dass auch relativ mehr producirt werden muss. Der Werth erreicht annähernd jene Grösse, die beim Hunde nach Fütterung constatirt wurde. Für Pferde ergiebt sich aus der Rosenthal'schen Formel $W = A\sqrt[3]{G^2}$ der Werth für A durch Einsetzen der für diese Thiergattung angenommenen Zahlen aus der Gleichung $A = \frac{W}{\sqrt[3]{G^2}} = \frac{19\,000}{\sqrt[3]{250\,000}} = \frac{19\,000}{63} = 30,2$.

d) Das Alter darf ebenfalls nicht ausser Acht gelassen werden. Jüngere Thiere sind mit älteren von gleichen Dimensionen desshalb nicht vergleichbar, weil wahrscheinlich der Factor α in Gleichung (4) sich höher stellt.

Rubner constatirte für ältere Thiere, jüngeren gegenüber, unter gleichen Verhältnissen eine Abnahme der CO_2-Production.

e) Welcher Einfluss der Nahrungszufuhr zukommt, dafür liefern die Rosenthal'schen Messungen Beweise. Bei den Versuchshunden beobachtete derselbe unmittelbar nach Aufnahme eines gleichmässigen aus 200 *g* Fleisch, 25 *g* Speck und 35—250 *g* Wasser hergestellten Tagesfutters ein Ansteigen des Manometsrs, bedingt durch Wärme,

welche in Folge der beim Fressen aufgewendeten Muskelarbeit mehr producirt wurde. Eine erheblichere Steigerung beginnt meist in der dritten Stunde nach dem Fressen und hat in der 6.—9. Stunde ihr Maximum mit rund 20—25 pCt. das Hungerwerthes erreicht. Nach Ablauf von 24 Stunden hat sich das Manometer wieder auf seinen ursprünglichen Stand eingestellt. Für Hunde in voller Verdauung berechnet sich A zu 59,7. Unter Benutzung dieser Zahl findet man für N, auf 5,2 *kg* Gewicht bezogen, 17,73 st. Cal. $\left(\frac{N}{G} = 3{,}41 \text{ Cal.}\right)$, während direct in Calorimeter sich ergaben (bei einem Gewicht von 5,0—5,4 *kg*) 18,62 st. Cal. $\left(\frac{N}{G} = 3{,}58 \text{ Cal.}\right)$. Das Kaninchen verhält sich ähnlich wie der Hund. Nach Nahrungsaufnahme tritt eine erhebliche Wärmesteigerung ein,[1] welche in der 5.—8. Stunde ihr Maximum erreicht und bis zu 38 pCt mehr beträgt als im nüchternen Zustand. Wegen der erheblichen Schwankungen variirt A ebenfalls und zwar zwischen 56 bis 70; im Mittel kann man für das verdauende Kaninchen A = 57 annehmen. Auch beim Menschen hat man unter günstigen Ernährungsverhältnissen einen höheren Werth für A einzusetzen. Die Lebensbedingungen der I. Kategorie der Rubner'schen Tabelle S. 98 gestatten mit A = 60 zu rechnen. Wie Rubner bereits vor Rosenthal betonte, tritt eine in Hinsicht auf die Hungertage reichlichere Wärmebildung ein nur bei abundanter Zufuhr, d. h. einem Kostmaass, welches die Quantität des im Hunger zersetzten organischen Körpermaterials überschreitet. Die gesteigerte Wärmeproduction hält bei gleichbleibender Zufuhr an oder nimmt noch an den späteren Tagen zu. Die Eigenwärme des Hundes ändert sich bei abundanter Kost nur wenig. Die Temperaturen schwanken bei Hunger und sehr reichlicher Fleisch-, Fett- oder Kohlehydratfutterung für die gleiche Wirkungszeit nur um ca. 0,3° im Maximum. Die einzelnen Nährstoffe zeigen ein specifisches Vermögen, die Wärmebildung anzuregen.

Der Beweis wurde durch folgende Versuchsanordnung geführt: Ein 25 *kg* schwerer Hund hungerte mehrere Tage, wobei seine Stoffzersetzung und sein Kraftwechsel bestimmt wurde. Hierauf erhielt er durch 2 Tage Fleisch von genau bekanntem Verbrennungswerthe. Nach zweitägiger Nahrungsentziehung folgten nun zwei Tage der Futterung mit Fett in einer dem Wärmewerth des Fleisches entsprechenden Menge. Nach weiteren zwei Hungertagen wurde zwei Tage hindurch die entsprechende berechnete Menge von Kohlehydraten verabreicht.

(Siehe Tabelle Seite 111.)

Aus vorstehenden Angaben geht hervor, dass die Nährstoffe die Wärmeproduction in verschiedener Weise beeinflussen. Am meisten Wärme erzeugt überschüssiges Eiweiss, am wenigsten Fett. Die Gefahr fett zu werden, ist bei reichlicher Fettkost am grössten. Von dem zu-

Art der Zufuhr	Energiebedarf pro 24 Stunden*)	Wärmewerth der Zufuhr	Wärmewerth der Zersetzung	Zufuhr übersteigt den Bedarf um Procent	Zunahme der Wärmebildung bei Fütterung in Procent des Hungerwerthes	Von dem im Ueberschuss zugeführten Nährstoff wird zersetzt (nach Cal. berechn.) in Procent
	Calorien					
Eiweiss . . .	944	1549	1131	55	19,7	30,9
Fett	944	1549	1009	55	6,8	10,7
Kohlehydrat . .	944	1549	1040	55	10,2	15,9

geführten Ueberschuss scheint — bei Eiweiss wenigstens — auch wenn man die Grösse des Ueberschusses variirt, ein nahezu gleichbleibender Bruchtheil zersetzt zu werden:

Eiweiss-Ueberschuss in Procent	Die Wärmebildung steigt gegenüber dem Hunger an um Procent	Von dem Ueberschuss wird zersetzt (auf Cal. gerechnet) in Procent	Von dem Ueberschuss wird angesetzt in Procent
55	19,7	36,1	63,9
131	44,0	34,9	65,1

Veränderung in der Nahrungszufuhr bietet daher in gewissem Grade ein Hülfsmittel, die Wärmeproduction conform der Wärmeabgabe bei Aenderung der Aussentemperatur zu reguliren, namentlich kann bei vorwiegend eiweisshaltiger Kost fast die gleiche Wirkung erzielt werden, als das bezüglich der Wärmeproduction (nicht des Kraftconsums) durch Arbeitsleistung der Fall ist.

Werden Nährstoffe in einer Quantität zugeführt, welche das Maass der im Hunger zersetzten Stoffe nicht überschreitet, dann tritt eine nennenswerthe Aenderung der Wärmeproduction nicht ein, sondern jene Sparwirkung, welche die Möglichkeit bot, die gegenseitigen Vertretungswerthe der Nährstoffe experimentell zu fixiren. Diese differente Wirkung der Nährstoffe, je nachdem sie in nicht abundanter, anderseits in abundanter Quantität dem Thierkörper zugeführt werden, erklärt Rubner folgendermassen: Im Hungerzustande stammt ein sehr erheblicher Theil der producirten Wärme aus den Muskeln; die Zellen, welche in Beziehung zur Nahrungsaufnahme stehen, sind wenig thätig, erzeugen wenig Wärme. Werden die Drüsenzellen zu vermehrter Thätigkeit angeregt, so schränken die Muskeln ihre Wärmebildung ein. Es finden also für gewöhnlich Compensationen zwischen der Wärmeproduction der Muskeln und des Verdauungsapparates statt. So lange diese ausreichen, bleibt die Gesammtproduction ungeändert, nur die

*) Aus dem calorischen Werth des im Hunger zerstörten Materials berechnet.

Quellen der Wärme fliessen in geänderter Mächtigkeit. Dies ist der Fall bei eben ausreichender Zufuhr. Steigt die Zufuhr und die Darmthätigkeit soweit, dass eine entsprechende Einschrankung der Wärmeproduction in den Muskeln nicht mehr möglich ist, dann bedingt die Zufuhr eine Steigerung der Gesammtwärmeproduction. In dem angedeuteten Umfange entfaltet der Regulationsmechanismus seine Thätigkeit bei einer mittleren Temperatur in Umgebung. Je höher dieselbe, desto früher muss sich die Steigerung durch die Zufuhr einstellen, weil mit dem Steigen der Temperatur ohnehin schon die Wärmeproduction der Muskeln immer mehr eingeschränkt wird und sich der unteren Grenze der Regulirbarkeit nähert. Wir sind hier auf einen weiteren Factor für die Regulirung der Warmeproduction gestossen, nämlich:

f) Die Aussentemperatur. Der Einfluss der Aussentemperatur bleibt nicht der gleiche für hungernde und abundant gefütterte Thiere.

Im Hungerzustand greift eine Regelung der Warmeproduction platz, welche sich umgekehrt proportional verhält zur Höhe der Aussentemperatur.

So producirten zwei hungernde Hunde Rubner's bei wechselnder Temperatur während der Dauer von je 4 resp. 3 Versuchstagen an Wärme:

Körpergewicht *kg*	Aussen-temperatur in C°	Producirte Wärme pro Kilo und 24 Stunden in Cal
6	13,8	78,68
	14,0	74,74
	17,3	69,78
	18,0	67,06
25	11,8	40,60
	12,9	39,13
	15,9	35,09
	17,5	35,22
25	13,4	39,65
	19,5	35,10
	27,4	30,82

Versuche am hungernden Meerschweinchen im Respirationsapparat zeigten Rubner mit aller Schärfe dasselbe. Mit steigender Temperatur (von 0° auf 30°) wurde immer weniger CO_2 ausgeathmet und zwar rund 2,3 pCt. pro 1° von 16° aufwärts; von 30° ab findet nur noch eine geringe Abnahme statt, von 35—40° aber tritt dann eine Steigerung ein. Auch bei stark wechselnder Aussentemperatur spielt die Oberfläche die-

selbe Rolle wie bei mittleren Werthen. Die bei 0° pro Kilo gebildete CO_2-Menge ist ebenfalls um so grösser, je kleiner das Thier; die auf 1 Mt^2 Oberfläche berechnete Quantität aber fast gleich. Dasselbe Resultat ergab sich bei analogen Versuchen bei 30°, der Temperatur des minimalsten Stoffverbrauchs.

Letellier fand, dass Hühner, welche pro Kilo und Stunde bei 30 bis 42° 2,6 *g* CO_2 abgaben, bei 0° 7,1 *g* producirten; ein Meerschweinchen lieferte bei den entsprechenden Temperaturen 2,0 *g* resp. 3,5 *g*. Hungernde Meerschweinchen, welche sich über Eis befinden, produciren bei völliger Körperruhe soviel Wärme mehr, dass sie die vermehrte Abgabe nicht nur ausgleichen, sondern sogar um etwas geringes übercompensiren können, weshalb die Körpertemperatur, wie von Finkler constatirt, einige Decigrade höher sein kann als vorher im warmen Zimmer. Die Körpertemperatur blieb andererseits dieselbe, wenn die Thiere in wasserdampfgesättigte Luft von 26° übergeführt wurden, was nur möglich war durch Hemmung der Oxydation. Bei 38,33° Rectaltemperatur und Variation der Aussentemperatur zwischen 26,21° und 3,64° entfällt auf 1° Temperaturabnahme eine Steigerung des O-Verbrauchs pro Kilo und Stunde um 32,1 *ccm*, der CO_2-Abgabe um 20,2 *ccm*. Der Respirations-Quotient nimmt bei Kälteeinwirkung ab von 0,94 bis 0,83. Je länger die Inanition gedauert hat, desto stärker wird der Respirations-Quotient durch Kälte herabgedrückt. Umgekehrt wurde die überraschende Thatsache constatirt, dass der Werth des Respirations-Quotienten bei Steigerung der Aussenwärme wiederum zunimmt. Man kann sich dies durch die Annahme erklären, dass bei Kälte mehr Fleisch und Fett, bei Wärme mehr Kohlehydrate der Oxydation anheimfallen.

Bei abundanter Fütterung (50 pCt. Ueberschuss) ist von einer dem Wechsel der Aussentemperatur angepassten Regelung der Verbrennungsprocesse bei mittlerer Temperatur der Umgebung nichts zu bemerken*). Die Wärmeproduction bleibt dieselbe oder steigt, wie dies Rubner öfters beobachtete, von Tag zu Tag; ebenso wenig ändert sich der respiratorische Quotient bei unmittelbar vorher gefütterten Meerschweinchen (Pflüger-Colasanti R·Q = 0,88). Der 25 *kg* schwere Hund lieferte an je vier aufeinander folgenden Tagen in zwei Versuchsperioden

Aussentemperatur	Producirte Wärme pro Kilo und 24 Stunden in Cal.
19,5°	42,64
23,7°	41,83
18,2°	41,13
24,8°	41,10
13,9°	46,0
19,3°	47,54
13,0°	48,68
20,2°	49,83

*) Beim Kaltblüter steigt und fällt die CO_2-Production und der O-Verbrauch ausnahmslos mit der Umgebungstemperatur.

Bei niedriger Aussentemperatur und reichlicher Fütterung verhalten sich die berechneten Wärmewerthe ähnlich wie bei hungernden Thieren. Vergleicht man die CO_2-Entwicklung pro 1 Mt² Oberfläche und 0° bei hungernden und reichlich gefütterten Thieren verschiedener Grösse, so zeigt sich fast vollkommene Uebereinstimmung; erstere liefern 30,06 *g* CO_2, letztere 30,95. Es findet demnach in diesem Falle trotz abundanter Fütterung eine »chemische Regulation«, ähnlich wie im Hunger statt. Eine »physikalische Regulation« tritt ein, wenn die Muskeln auf dem Minimum ihres Stoffverbrauchs angelangt sind, sei dieses nun durch Steigerung der Lufttemperatur am hungernden Thier oder durch vermehrte Wärmebildung durch »Drüsenarbeit« nach reichlich bemessener Kost herbeigeführt. Unter einer physikalischen Regulation hat man den Effect solcher Einrichtungen des Organismus zu verstehen, welche eine Regulirung der Wärmeabgabe ermöglichen.

Im Allgemeinen wird es sich nun darum handeln, diejenigen Vorgänge ins Auge zu fassen, welche den Organismus befähigen, durch Beschränkung oder Erhöhung der Wärmeabgabe die Eigentemperatur auf dem Durchschnittsniveau zu erhalten. Wir werden finden, dass unter den Voraussetzungen, unter denen eine physikalische Regulation in erster Linie in Betracht kommt, eine Regulirung durch Wärmeproduction nicht ausgeschlossen ist. Zuvor haben wir uns aber zu informiren über die

2. **Quellen des Wärmeverlustes.** Von den bei den chemischen Umsetzungen im Thierkörper auftretenden negativen Wärmetönungen können wir, da zu deren Schätzung in quantitativer Hinsicht die bisher bekannten Thatsachen noch nicht ausreichen und dieselben, soweit sich übersehen lässt, nur geringfügige Beträge erreichen, gänzlich absehen. Nicht ebenso von den physikalischen negativen Tönungen.

Fast durchgängig erhalten die Thiere das Futter in nicht erwärmtem Zustand, ist daher niedriger temperirt als der Körper und nimmt entsprechend seiner specifischen Wärme eine Anzahl von Calorien auf, um Körpertemperatur zu erreichen. Dasselbe gilt für das Getränk und die Athmungsluft. Eine zweite Ursache des Wärmeverlustes liegt in der Verdunstung von Wasser in den Respirationswegen, eine dritte in der Abgabe von Wärme an der Hautoberfläche durch Strahlung (Emission), Wasserverdunstung, Strömung (Convection) und Leitung. Um über die Grösse der genannten Factoren eine ungefähre Vorstellung zu gewinnen, erscheint es zweckmässig, an einem concreten Falle den Wärmeverlust zu berechnen.

a) Ein grösserer Pflanzenfresser (Pferd oder Rind) im Gewicht von 500 *kg* bedarf, um sich bei Ruhe- und gleichmässigem Nahrzustand zu erhalten, 11 *kg* Gesammtfutter und 20 *kg* Tränkwasser, wobei 19 000 Cal. gebildet werden. Nehmen wir eine Aussentemperatur von 15° an, so müssen die Ingesta auf 38°, d. h. um 23° erwärmt werden, ebenso die Athmungsluft. Letztere wurde von Zuntz und Leh-

mann für ein 425 *kg* schweres Pferd zu 55 *l* pro Minute bestimmt*), wonach die Athmungsluft pro die auf 79 000 *l*, für ein 500 *kg* schweres Pferd auf 93 000 *l* zu schätzen wäre.

Es werden somit dem Körper entzogen zur Erwärmung von

11,0 *kg* Futter**)	190 Cal.	= 1	pCt.	der Wärmeproduction
20,0 » Wasser	460 »	= 2,42	»	» »
114,0 » Luft***)	623 »	= 3,28	»	» »
Sa. . .	1273 Cal.			

Zur Erwärmung der Ingesta incl. Athmungsluft würden hiernach **6,7 pCt.** des producirten Wärmequantums verbraucht werden.

b) Obwohl quantitative Bestimmungen über Abgabe des Respirationswassers von Zuntz und Lehmann an ihren Versuchspferden nicht ausgeführt worden sind, lässt sich über die wahrscheinliche Menge unschwer Klarheit gewinnen. Die eingeathmete und auf 38° in den Athmungswegen erwärmte Luft sättigt sich nahezu mit Wasserdampf. Bei der angegebenen Temperatur nimmt 1 *cbm* Luft 42 *g* Wasserdampf auf, das 24stündige Athmungsvolumen demnach 3900 *g*. Hiervon wären in Abrechnung zu bringen die Wassermengen, welche die bei 15° eingeathmete Luft enthalten hat. Nehmen wir halbe Sättigung der einzuathmenden Luft mit Wasserdampf an (6 *g* Wasser pro 1 *cbm* Luft), so erhalten wir als Subtrahend 558 *g* Wasser. Die 93 000 Liter Ausathmungsluft führen also 3342 *g* Wasser mit sich fort, von denen je 1 *g* 537 Cal. zu seiner Verdunstung in Anspruch nahm, insgesammt 1830 Cal. = **9,6 pCt.** der Wärmeproduction. Nach den Untersuchungen von E. Bloch sättigt sich die inspirirte Luft bereits in den Nasenhöhlen mit $^2/_3$ jener Wassermenge, welche der ebenfalls schon an genanntem Ort nachweisbaren Temperaturerhöhung entspricht. Das Verhältniss zwischen Wärmezuwachs beim Passiren der Nase und der Temperaturdifferenz zwischen Aussenluft und Körpertemperatur ist constant und lässt sich ausdrücken durch $E = {}^5/_9\,(38 - t)$, worin E den Wärmezuwachs, t die Temperatur der Aussenluft bedeutet. Umgekehrt kühlt sich heiss eingeathmete Luft ab. Hunde, welche Mosso und Rondelli auf 180—200° erhitzte Luft einathmen liessen, zeigten in der Nähe der Bronchien keine erhöhte, sondern eine gegenüber der Rectaltempe-

*) Athemvolumen mit Maske 69 *l*, mit Trachealkanüle 44 *l*; abgerundetes Mittel aus beiden Durchschnittszahlen 55 *l* pro Minute.

**) Die specifische Wärme von Hafer und Heu zu 0,75 veranschlagt.

***) Das specifische Gewicht der Luft (s), auf Wasser bezogen, beträgt bei 0° und 76 *cm* Barometerstand 0,001 293; bei 15° beläuft sich s auf

$$\frac{0{,}001293}{1 + 0{,}00367 \cdot 15} = 0{,}001\,225.$$

Da $s = \frac{P}{V}$, so ist $P = sV = 0{,}001\,225 \cdot 93\,000 = 114$ *kg*. Die specifische Wärme der Luft (auf Wasser bezogen) ermittelt Regnault zu 0,2375. Die Erwärmung von 114 *kg* Luft um 23° erfordert somit $114 \cdot 23 \cdot 0{,}2375 = 623$ Cal.

ratur um 0,5° niedrigere Wärme, eine Folge der in ungleich grösserem Umfange eintretenden Verdampfung von Wasser; die gesättigte Exspirationsluft wies gleich hohe Temperatur auf, mochte eine Luft von 180° oder eine solche von 18° eingeathmet sein.

Zählt man den Wärmeverlust durch Erwärmung der Ingesta und durch Wasserverdunstung von dem Respirationstractus zusammen, so ergiebt sich, bezogen auf die Wärmeproduction, eine Wärmeentziehung von 6,7 + 9,6 = 16,3 pCt. Der Rest des Wärmeverlustes im Betrage von 83,7 pCt. ist lediglich auf die Haut zu beziehen und vertheilt sich auf Strahlung etc. Für den Menschen berechnet die entsprechenden Werthe

Rosenthal*)	zu	15,0	pCt. und	85,0	pCt.
Vierordt**)	»	12,5	» »	87,5	»
Mittel		13,75	pCt. und	86,25	pCt.

c) Wärmestrahlung. Mit den letztgenannten Factoren haben wir uns noch etwas specieller zu befassen.

Jeder Körper sendet Wärme von gleicher Qualität wie die Lichtstrahlen nach allen Richtungen aus, ganz unabhängig von den Körpern, die ihn umgeben und zwar gemäss seinem Strahlungsvermögen und seiner Temperatur. Den überzeugenden Beweis, dass Wärme sich unabhängig von den umgebenden Medien fortpflanzt, liefert ein Versuch von Prevost. Er befestigte an dem Rohre eines Springbrunnens einen Ansatz von zwei parallelen Lamellen derart, dass er eine Wasserschicht von der Dicke eines halben Millimeters erhielt, welche sich jeden Augenblick erneuerte. Auf die eine Seite dieser Wasserschicht stellte er ein Luftthermometer und auf die andere Seite eine Kerze oder ein heisses Eisen. Sofort zeigte dann das Thermometer eine Erhöhung der Temperatur an. Da das Wasser durch Abströmen beständig kühl erhalten wurde, eine Erwärmung also nicht eintreten konnte, so ist klar, dass eine allmähliche Fortpflanzung der Wärme durch Vermittelung des Wassers ausgeschlossen blieb; die Temperaturerhöhung der Luft des Thermometers war nur durch Strahlung zu erklären.

Es werden aber nicht nur Wärmestrahlen ausgeschickt, sondern auch in Wechselwirkung mit benachbarten Objecten Aetherwellen aufgenommen, deren Intensität von dem Strahlungsvermögen und der Temperatur der letzteren abhängt. Sendet ein strahlender Körper mehr strahlende Wärme aus, als er zurückempfängt und aufnimmt, so sinkt seine Temperatur, erhält er mehr, so steigt dieselbe. Sind beide Mengen gleich, so tritt in Folge des beständigen Austausches keine Temperaturänderung ein; der Körper befindet sich dann im Zustande des labilen Gleichgewichts.

Ausser diesem Uebergang der Wärme auf Entfernungen hin findet zwischen sich berührenden Körpern von abweichenden Temperaturen eine Wärmemittheilung durch Leitung statt. Diese Fortpflanzung ist eine sehr viel langsamere. Die Wärme schreitet nur von einer Molecülschicht zur nächstfolgenden fort, solange an den verschiedenen Stellen der leitenden Körper eine verschiedene Temperatur vorhanden ist. Die Untersuchung der Wärmeleitung gehört zu den Aufgaben der mathematischen Physik. Das Problem reducirt sich auf Berechnung derjenigen Wärmemenge, welche (stationären Wärmestrom vorausgesetzt) nach irgend einer Richtung durch einen Quer-

*) Aus den von Helmholtz angegebenen Werthen, welche sich auf 82 *kg* Körpergewicht beziehen, die Gesammtproduction zu 2700 Cal. angenommen.

**) Bezogen auf 2500 Cal. Gesammtproduction.

schnitt von gegebener Grösse in dem Korper sich fortpflanzt, in demselben absorbirt und von demselben wieder abgegeben wird.

Die Luft leitet bei vollkommenem Ruhezustand die Wärme von einem festen Korper und zwar etwa 20 000 mal schlechter als Kupfer. Auch hier gilt der Satz, dass das Leitungsvermogen für Elektricität und Wärme einander parallel gehen. Die einer Wärmequelle zunächst gelegene Luftschicht dehnt sich aber hierbei aus, wird durch den Auftrieb gehoben und durch kältere ersetzt. Dieser Process wiederholt sich continuirlich und die so entstehende Stromung führt fortwährend Wärme zur kälteren Umgebung, oft unter direct sichtbarer Schlierenbildung. Vor Magnus nahm man für Gase an, dass sie überhaupt nur durch Wärmeströmung leiten. Das Leitungsvermögen der Gase ist nach den Versuchen von Kundt und Warburg von der Dichte derselben unabhängig, dagegen nimmt die Grösse der Wärmeconvection mit abnehmender Dichte der Luft ab.

Diese drei Arten der Wärmefortpflanzung bewirken die gesammte Wärmeabgabe eines wärmeren Korpers an seine kühlere Umgebung bis event. zur Ausgleichung der Temperatur. Bei genauer Bestimmung des Warmeverlustes müssten im Grunde genommen sämmtliche drei Factoren berücksichtigt werden. Die grosse Schwierigkeit jedoch, diese Grössen experimentell zu bestimmen, war die Ursache, dass trotz der Bemühungen seitens hervorragender Physiker die Aufstellung eines allgemein gültigen Gesetzes des Erkaltens eines Korpers nicht gelingen wollte. Die Gültigkeit des Newton'schen Erkaltungsgesetzes, wonach die Wärmeabgabe eines Körpers proportional sei der Differenz der Temperatur desselben und der Umgebung, bleibt, wie Delaroche nachwies, nur insoweit bestehen, als die Temperaturdifferenz kleine Werthe nicht übersteigt. Zwischen Strahlungsvermögen und Temperatur des strahlenden Körpers existiren jedoch bestimmte Beziehungen.

Von allen diesbezüglichen Formeln kann die von Stefan aufgestellte, welche auf einigen von Dulong und Petit angestellten Versuchen basirt, als die zutreffendste angesehen werden. Bezeichnet S_1 die Wärmemenge, welche ein Körper von der absoluten Temperatur T_1, S_2 diejenige Wärmemenge, welche derselbe Körper bei der Temperatur T_2 ausstrahlt und T_0 die absolute Temperatur der bestrahlten Fläche, ferner A und B zwei Constanten, welche von der Natur des strahlenden (A) und bestrahlten Körpers (B) abhängen, so ist:

$$\frac{S_1}{S_2} = \frac{AT_1^4 - BT_0^4}{AT_2^4 - BT_0^4}$$

d. h. die von einem Korper ausgestrahlte Wärmemenge ist proportional der vierten Potenz seiner absoluten Temperatur; mit Abnahme der Temperatur eines Körpers nimmt auch die Wärmestrahlung desselben ab. Dieses Stefan'sche Gesetz wurde von Bolzmann, gestutzt auf die von Bartoli entdeckte Beziehung der strahlenden Wärme, zum zweiten Hauptsatz der mechanischen Wärmetheorie und auf die Maxwell'sche elektromagnetische Lichttheorie unmittelbar abgeleitet. Leider lässt sich, wie vornherein zu vermuthen, die Formel zur Bestimmung der Wärmestrahlung des lebenden Organismus nicht verwenden, da eine constante Beschaffenheit des Innern und der Oberflache der zu untersuchenden Korper vorausgesetzt wird. Experimentelle Untersuchungen von H. Eichhorst und Masje bestätigten diese Vermuthung. Der Vorgang der Wärmestrahlung, am menschlichen Körper gemessen, folgt dem Stefan'schen Gesetze nicht ausnahmslos; bei einer durch Abkühlung hervorgerufenen Temperaturabnahme steigt z. B. in der Regel die Wärmestrahlung an.

Zu exacten Messungen der Wärmestrahlung lassen sich die gewöhnlichen thermoelektrischen Apparate nicht verwenden. Abgesehen davon, dass die thermo-

elektrischen Ströme bei grosseren Temperaturdifferenzen sich nicht proportional den Temperaturunterschieden ändern und dass keine mathematische Relation zwischen der ausgestrahlten Wärmemenge und deren Effect auf eine Thermosäule besteht, so bedarf es einer ziemlich langen Zeit, bis das Maximum der Temperaturerhohung der bestrahlten Lóthfläche und somit die massgebende Einstellung der Galvanometernadel erreicht wird, eine Zeit, innerhalb welcher die Wärmestrahlung nicht unerhebliche Aenderungen erfahren kann. Ausgehend von dem Fundamentalsatz, dass der Widerstand fester elektrischer Leiter sich proportional der absoluten Temperatur ändert, construirte Eichhorst eine »Wärmewaage« nach denselben Grundsätzen, nach welchen Svanberg sein galvanisches Differential-Thermometer, Langley die actinische Waage oder Bolometer und Helmholtz-Bauer ihr Thermoskop herstellten. Der Eichhorst'sche Apparat besteht im Wesentlichen in einem Doppelgitter aus 1 *mm* breiten Staniolstreifen, von denen je eins in gedrängter Anordnung an den offenen Stirnseiten eines T-formigen Hartgummigestells angebracht ist. Das Gummigestell befindet sich in einem oben offenen Cartongehause so eingelassen, dass das eine, mit Platinmoor überzogene Gitter (B) von der einen Wandseite des Cartons einen Abstand von 5 *cm* hat. Diese Wand kann in einem Rahmen nach oben gezogen werden, so zwar, dass beim Anlegen des Apparates gegen eine zu untersuchende Körperstelle die warme Luft nach oben abstromt. Die Streifen, mit je 20 cm^2 Oberfläche, stehen in leitender Verbindung einerseits mit 2 Daniells*), anderseits mit einem Spiegelgalvanometer (G). Zwischen beiden Gittern (A u. B) ist ausserdem ein Messdraht (C u. D) nach dem Princip einer Wheatston'schen Brücke eingeschaltet. Im unverzweigten Stromkreis findet sich noch in geeigneter Weise ein Stromwender und ein Schlüssel untergebracht. Die Anordnung der gesammten Combination ergiebt sich aus dem beigefügten Schema. (S. Fig. 4.)

Die Widerstände C und D werden vor der Benutzung des Apparates nach Einschaltung der beiden Elemente mittelst des Schiebers S derart vertheilt, dass der Spiegel des Galvanometers sich auf den Nullpunkt der Scala einstellt. Beim Anlegen des Kästchens an die zu untersuchende Korperpartie wird das geschwärzte Staniolgitter bei geöffneter Cartonwand dem Körper zugewendet. Da die eventuelle Wärmeabgabe durch Leitung bei dem geringen Leitungsvermögen der Luft jedenfalls so minimal ist, dass sie gar nicht in Betracht kommt, misst die durch Erwärmung des Gitters in Folge der Widerstandszunahme des Staniols hervorgerufene Spiegelablenkung die Wärmestrahlung. Durch vergleichende Versuche mit einem Kupferwürfel, dessen abgegebene Wärmemenge an das Gitter nach einer von Péclet angegebenen Methode in Calorien leicht zu bestimmen war, liess sich der einer bestimmten Wärmequantität entsprechende Ausschlag ermitteln und umgekehrt aus der Grosse des Ausschlags unter gleichen Verhätnissen auf den numerischen Werth der ausgestrahlten Wärmemenge der Hautstelle schliessen. Auf diese Weise fanden Eichhorst und Masje für ihren Apparat, dass die Ablenkung um 1 Scalentheil einer Wärmemenge von 0,0002 cal. pro Secunde entsprach. Da die bestrahlte Gitterfläche 20 cm^2 betrug, stellte sich 1 Scalentheil pro 1 Secunde und 1 cm^2 auf 0,00001 cal., d. h. die Wärmemenge, welche 1 cm^2 Hautfläche in 1 Secunde ausstrahlte, war gleich der Anzahl der Scalentheile mal 0,00001 cal.

Zuerst wurde das Verhalten der Wärmestrahlung einer und der-

---

*) Die Füllung bestand aus einer Lösung von Cuprum sulfuricum im Glascylinder und Zincum sulphuricum von 1,015 spec. Gewicht in der Thonzelle, eine Concentration, welche einen durchaus constanten Strom giebt, vorausgesetzt, dass die Lösung nach länger dauernder Versuchsperiode erneuert wird.

selben Hautstelle des menschlichen Körpers nach Entkleidung während längerer Untersuchungsperioden ermittelt. Aus der Betrachtung einer grösseren Anzahl von Versuchen geht die Thatsache hervor, dass die Wärmestrahlung der gewöhnlich bedeckten Körperoberfläche nach gänzlicher oder theilweiser Entkleidung fortwährend, wenn auch oft mit einigen Schwankungen bis zum Drei- und Vierfachen der Anfangsgrösse zunimmt. Es wuchs die Strahlungsintensität des entblössten Körpers um so schneller, je niedriger die Temperatur der Umgebung war. Eine etwas geringere Zunahme des Strahlungsvermögens der Haut vollzieht sich nach Muskel-

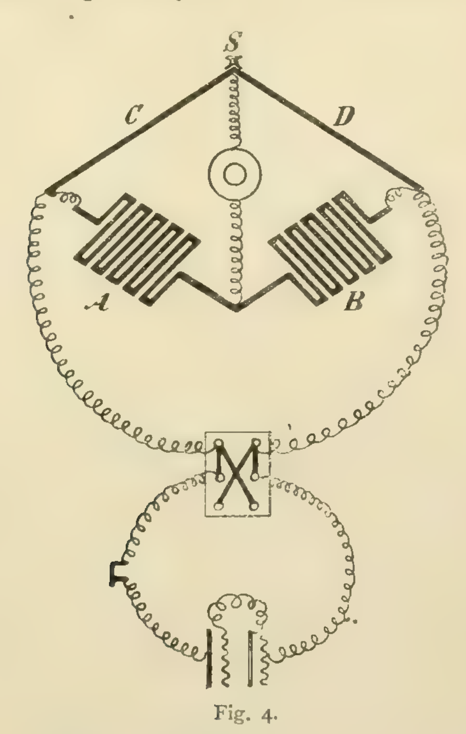


Fig. 4.

anstrengungen und nach Frottiren der Haut oder Einfetten. Bei Vermeidung der Abkühlung durch rasches Bedecken nach jedem Versuch oder bei Messung an solchen Körpertheilen, welche gewöhnlich unbedeckt bleiben, an Händen und Gesicht, bleibt die Wärmestrahlung zu jeder Tageszeit ziemlich constant.

Die Anfangsgrösse der Strahlungsintensität an den gewöhnlich bedeckten Körperstellen ist eine höhere, als diejenige der unbedeckten. Eine Ausnahme von dieser Regel bildet die Planta pedis, deren Strahlungsintensität wegen der verdickten Epidermis die niedrigsten Werthe und zwar etwa die Hälfte des Gesammtdurchschnitts gab, ein Factum, welches gegen vollkommene Diathermansie der Oberhaut spricht. An den verschiedenen Stellen des Rumpfes finden keine besonders grossen

Differenzen der Strahlungsintensität statt, dagegen ist die Emission an den Beugeseiten der Extremitäten, besonders der oberen, stets um ein Bedeutendes grösser als an den Streckseiten derselben. Die behaarte Kopfhaut giebt, namentlich bei reichlichem Haarwuchs, fast dieselben niedrigen Werthe als die Planta pedis. An den kahlen Stellen weicht die Strahlungsintensität von derjenigen der benachbarten Gesichtspartien wenig ab. Symmetrische Hautstellen geben nicht immer gleiche Werthe; auffallende Differenzen finden sich am häufigsten bei Kindern.

Mit Bezug auf Geschlecht, Alter und Constitution bemerkt man eine auffallende Uebereinstimmung der Wärmestrahlung mit dem Stoffumsatz. In allen Fällen, wo der Stoffumsatz gross ist, findet sich auch grosse Strahlung, umgekehrt dort ein kleiner Werth, wo der Stoffumsatz verringert erscheint. Als Mittelwerth für die bedeckten Körperstellen ergiebt sich (unter Fortlassung der Strahlungsintensität der Füsse) für einen 25jährigen kräftigen Mann bei mittlerer Zimmertemperatur eine Wärmemenge von 0,001 cal., welche in 1 Secunde von 1 *cm*² Körperoberfläche ausstrahlt*), also 0,06 cal. in 1 Minute, 3,6 cal. in 1 Stunde und 86,4 cal. in 24 Stunden. Nach den von Masje ausgeführten Bestimmungen mittelst Millimeterpapiers treffen auf 1 *kg* Körpergewicht ungefähr 250 *cm*² Oberfläche (nach Rubners Rechnung 287 ctm.²), wonach sich für einen Körper von 82 *kg* 20 500 *cm*² Oberfläche ergeben würden. Nimmt man nur 20 000 *cm*² an und multiplicirt mit 86,4 cal. — wobei auch für Gesicht, Hände und Füsse 0,001 cal. pro 1 ctm.² und Secunde als Ersatz für die vernachlässigten 500 *cm*² Oberfläche gerechnet werden — so erhält man für die vom Gesammt-Körper in 24 Stunden ausgestrahlte Wärmemenge 1728 Cal. = **64,0 pCt.** der Gesammtproduction.

Inwieweit Aenderungen unter veränderten meteorologischen Bedingungen eintreten, ist mit Bezug auf die Strahlungsintensität ebenfalls von Masje ermittelt.

Ein und dieselbe Person bei gleicher Körper- und Zimmertemperatur an verschiedenen Tagen auf Wärmestrahlung untersucht, zeigte an Tagen mit ungewöhnlicher Witterung meist eine Zunahme der Strahlung, so bei abnorm tiefem oder äusserst hohem Barometerstand resp. grosser relativer Feuchtigkeit der Luft, ohne dass sich jedoch ein bestimmtes gesetzmässiges Verhalten zu den einzelnen meteorologischen Factoren hätte erkennen lassen.

Beobachtungen bei verschiedenen Temperaturen ergaben die allgemeine Regel, dass die Grösse der Wärmestrahlung annähernd proportional ist der Temperaturdifferenz zwischen dem strahlenden Körper und der Umgebung. Mitunter fand sich aber auch ohne erkennbaren Grund bei niedrigerer Zimmertemperatur die mittlere Strahlungsgrösse kleiner als bei früherer und umgekehrt. Einen weiteren Beleg dafür,

*) Bei einem gleichaltrigen kräftigen Mädchen war der Mittelwerth ein geringerer: 0,0006 cal.

dass die Wärmestrahlung sich unabhängig von der Temperaturdifferenz der Haut und Umgebung verhalten kann, zeigt das Verhalten bei oberflächlichen Entzündungen. Die entzündeten und höher temperirten Stellen strahlen meist weniger Wärme aus, als die normale Haut. In zwei Fällen, bei einseitiger acuter Epididymitis und einem entzündlichen Tumor an einer Halsseite, gab die afficirte, vermehrt warme Seite $1/5 - 1/6$ weniger Wärme ab als die andere, niedriger temperirte Seite.

Locale Temperaturerniedrigung der Haut durch lauwarme Bäder (25—30°) von mässiger Dauer (10—15 Minuten) hatten constant Zunahme der Strahlung an den abgekühlten und den benachbarten Partien zur Folge. Wird die Haut stark abgekühlt (kalte Bäder, Eisbeutel), dann nimmt die Wärmestrahlung ab, besonders bei längerer Dauer, kann aber an anderen symmetrisch gelegenen Hautstellen gleichzeitig ansteigen. — Künstliche locale Erhöhung der Hauttemperatur bedingt sofortige Zunahme der Strahlungsintensität, welche noch bestehen bleibt, nachdem die Hauttemperatur wiederum gesunken ist.

Nach dem innerlichen Gebrauch von antipyretischen Mitteln wächst die Zunahme des Strahlungsvermögens mit der Abnahme der Körpertemperatur bei gesunden und fiebernden Personen.

d) Für die Hautverdunstung nimmt Vierordt 660 *g* Feuchtigkeit an und berechnet hieraus (1 *g* = 582 cal.) rund 384 Cal. (bei 2500 Cal. Production) = **15 pCt.**; es entfallen somit 79 pCt. auf Strahlung und Verdunstung seitens der Haut.

e) Von den 85—87 pCt. des dritten Hauptfactors für den Wärmeverlust treffen daher auf Wärmeströmung und Leitung **6—8 pCt.**, von denen auf letztere Grösse, wie bereits oben angedeutet, nur ein sehr geringer Bruchtheil kommen dürfte. Selbstverständlich haben diese Verhältnisse nur Gültigkeit für den angenommenen Ruhezustand bei Zimmertemperatur und unbewegter Luft.

Thierversuche, welche sich für die Frage der Betheiligung der Strahlung, Verdunstung etc. verwerthen liessen, liegen bisher nicht vor. Soweit die Versuche an behaarten Körperstellen des Menschen einen Schluss zulassen, dürfte das Strahlungsvermögen bei Thieren wegen ihres schützenden Haarkleides ein geringeres sein, als das für den unbekleideten Menschen ermittelte. Aehnlich hohe Werthe, wie bei letzteren, wären möglicherweise nach dem Abscheeren der Haare zu erwarten, doch ist es müssig, bei dem Mangel an experimentellen Unterlagen diesbezügliche Folgerungen zu wagen. Wir gehen deshalb über zur Besprechung der

3. **Regulirung der Wärmeabgabe.** Die Controversen über die Lehre von der Wärmeregulation bezüglich der Betheiligung der Production und der Regulation durch Beschränkung resp. Steigerung der Wärmeabgabe dürfen wir, soweit es sich um Fleischfresser und kleinere Pflanzenfresser handelt, durch die Rubner'schen Versuche im Wesentlichen als entschieden betrachten. Der hungernde oder im protrahirten Hungerzustand befindliche Organismus regulirt zunächst

seine Production und zwar im entgegengesetzten Sinne nach den Schwankungen der Aussentemperatur, d. h. bei abnehmender Lufttemperatur steigt, bei zunehmender Aussenwärme sinkt die Summe der chemischen Vorgänge, von denen die Wärmebildung abhängt.

Abundantes Kostmaass vorausgesetzt, greift in erster Linie die Regulation durch Schutzvorrichtungen Platz, durch welche die Wärmeabgabe in demselben Sinne sich regelt, als die Aussentemperatur variirt. Bei abnehmender Aussenwärme wird weniger Körperwärme abgegeben, bei zunehmender mehr.

Einen bemerkenswerthen Beitrag zur Klarstellung der Regulirungsvorgänge beim Menschen liefern die von A. Löwy unter Mitwirkung von Zuntz an 16 Personen angestellten Versuche. Die Ermittelung der Wärmeproduction der Versuchspersonen geschah auf indirectem Wege durch Bestimmung der respiratorischen Stoffwechselproducte. Die gesammte exspirirte, durch eingeschaltete Ventile von der inspirirten geschiedene Luft wurde mittelst einer Gasuhr gemessen, eine Durchschnittsprobe derselben nach dem Hempel'schen Verfahren auf CO_2 und O untersucht und daraus die Gesammtmenge für die Minute berechnet. Jeder Versuch dauerte im Durchschnitt $2^1/_2$—3 Stunden; die Hälfte der Zeit verbrachten die Personen in Ruhelage am Respirationsapparat vollständig bekleidet, die andere Hälfte ohne Kleidung in ihrer ursprünglichen Stellung oder im Badestuhl mit verschieden temperirtem Wasser. Aus dem Vergleich der Grösse des Gaswechsels in der Kälte und Wärme bei gleichzeitiger Bestimmung der Temperatur des Körpers und des umgebenden Mediums ging hervor, dass der O-Verbrauch — bei gleichbleibenden respiratorischen Quotienten ein Maass für zersetztes Körpermaterial und für Wärmeerzeugung — bei Kälteeinwirkung in 20 Fällen gegenüber dem normalen Verbrauch sich nicht änderte, in 26 Fällen über 5 pCt. erhöht, in 9 Fällen vermindert war. In allen denjenigen Fällen, in welchen der Sauerstoffverbrauch gleich blieb oder in der Kälte sank, bestand trotz mehr oder minder grossen Kältegefühls und der meist um einige Decigrad verminderten Körpertemperatur volle körperliche Ruhe ohne Muskelspannung oder Zittern.

Löwy zieht hieraus den Schluss, dass der hauptsächlichste, bei nicht übermässiger Wärmeentziehung der einzige unwillkürliche Regulator der Wärme, welcher in einzelnen Fällen eine vollkommene Regulation herbeiführte, beim Menschen das Hautorgan ist.

In der Minderzahl der Fälle, bei denen eine Steigerung des Stoffwechsels nachweislich vorhanden war, liessen sich ausnahmslos unwillkürliche, tonische oder clonische Muskelcontractionen constatiren, die theils genau beobachtet werden konnten, theils nach den Aussagen der Untersuchten als unzweifelhaft bestehend angenommen werden durften. Bei stärkeren Kältewirkungen vermochte die hierdurch eintretende Erhöhung des Stoffumsatzes das Sinken der Körpertemperatur nicht zu verhindern.

Die regulirende Innervation der Muskeln, die beim Menschen so

sehr verspätet mit dem Zittern einsetzt und dabei noch nicht einmal zu genügen scheint, um die weitere Abkühlung des Körperinnern ganz zu hemmen, wirkt bei Thieren, ganz besonders bei kleinen, im Hungerzustande, wie wir bereits gesehen haben (S. 112), so prompt und energisch, dass sie innerhalb weiter Grenzen im Verein mit entsprechenden Aenderungen der peripheren Circulation die Constanz der Blutwärme sichert.

Ueber den Ernährungszustand der Versuchspersonen liegen nur summarische Angaben vor, aus denen sich uber die Zulänglichkeit der Kost im Rubner'schen Sinne nichts entnehmen lässt. Der durchschnittliche O-Verbrauch war bei mageren Personen unter denselben Verhältnissen ein höherer als bei fetten. Den niedrigsten Werth ergab ein 117 *kg* schwerer, sehr fettreicher Mann mit 3,1 *ccm* verbrauchtem Sauerstoff pro Kilo und Minute (beim ruhenden Pferde beträgt derselbe durchschnittlich 3,6 *ccm*) Den höchsten Werth erreichte ein fettarmer, sehr muskulöser Handwerker mit 5,36 *ccm*.

Für die Regulirung des Wärmeverlustes kommt demnach vor allem andern in Frage

a) Die Haut. Sehen wir vorläufig von den physiologischen Functionen der Haut für regulatorische Zwecke ab, so handelt es sich zur Bestimmung der physikalischen Einflüsse als Schutzorgan zur Verhütung der Wärmeabgabe, um Ermittelung der Wärmeleitungsfähigkeit, ihrer specifischen Wärme und Dichtigkeit und der Dicke.

Eine physikalische Untersuchung der Haut bezuglich ihres Leitungsvermögens stellte Klug an. Zwei Glasgefässe mit Quecksilber gefüllt kehrten ihre, durch feine Membranen (Pericardium) verschlossenen Mündungen einander zu. Brachte man zwischen die erwärmte Quecksilbermasse von bekanntem Wärmegehalt in dem einen Gefäss und die nicht erwärmte in dem anderen ein Hautstück, so konnte die in 1 Minute durch 1 cm^2 Haut gegangene Wärmemenge bestimmt werden. Haut von 0,2 *cm* Dicke liess bei einer Temperaturdifferenz von 18,2° in einer Minute 0,00248 cal. durchtreten. Dieselbe Haut mit 0,2 *cm* dicker Fettschicht nur 0,00123. Bei einer Temperaturdifferenz von 12° halt die Fettschicht nahezu $^2/_3$ jener Wärme zurück, welche gleich dicke Haut allein durchlässt; bei einer Temperaturdifferenz von 9° beinahe $^1/_3$. Die Epidermis leitet die Wärme ebenfalls schlechter als die Gesammthaut, bei grossen Temperaturdifferenzen auch schlechter als Fett, aber sein isolirendes Vermögen wächst nicht, wie das des Fettes, wenn die Temperaturdifferenzen kleiner werden. Da in Folge der Bekleidung die umgebende Luftschicht 24—30° annimmt, so kommt die gegen Abkühlung schützende Eigenschaft des Fettes relativ mehr zur Geltung. Das Wärmeleitungsvermögen der Muskeln ist parallel den Primitivbündeln ein grösserer als in Querrichtung. Wenngleich diese Versuche nicht die Möglichkeit gewähren, das specifische Leitungsvermögen festzustellen, so geht doch soviel daraus hervor, dass abgesehen vom Fett, die Epidermoidalgebilde der Wärmeabgabe am nachdrücklichsten entgegenwirken.

Nimmt man an, dass der vom Organismus ausgehende Wärmestrom sich in stationärem Zustande befindet, d. h. die von der Hautoberfläche durch Strahlung etc. abgegenene Wärmemenge in continuirlichem Fluss von innen her ersetzt wird, und setzt man ferner der Einfachheit wegen gleichmässiges Wärmegefälle voraus, so bleibt die Eigenschaft der verschiedenen Schichten in jedem Zeitmoment die gleiche; die Frage, in welcher Weise die Eigentemperatur der Schutzschicht in bestimmter Tiefe sich ändert, wenn auf die äussere Oberfläche der Haut eine höhere oder niedrigere Temperatur einwirkt, würde in bestimmtester Weise zu lösen sein, wenn die numerischen Werthe der physikalischen Constanten bekannt wären. Aber auch ohne deren Kenntniss ist es F. Goldscheider gelungen, bestimmte Beziehungen zwischen Aussentemperatur und Innenschichten mit Hülfe der Fourier'schen analytischen Methode zu ermitteln.

Hiernach verhält sich die Erwärmung resp. Abkühlung proportional der Differenz zwischen der Haut- und der einwirkenden Reiztemperatur (Reizstärke), ist aber unabhängig von der Bluttemperatur. Die Geschwindigkeit, mit welcher die Temperatur in bestimmte Tiefe steigt oder sinkt, ist ebenfalls proportional der Reizstärke; das Maximum der Geschwindigkeit hängt jedoch lediglich von der Tiefe der Schicht und den physikalischen Constanten ab, bleibt demnach an einer gegebenen Hautstelle für alle Reiztemperaturen dieselbe. Es verhält sich umgekehrt proportional der Leitungsfähigkeit (direct proportional dem Leitungswiderstand) und direct proportional dem Quadrat der Entfernung der Schicht von der Hautoberfläche. Je dicker die Oberhaut, desto länger dauert es, ehe die Geschwindigkeit der Temperaturänderung ihr Maximum erreicht hat Für die Wärmeempfindung besteht Abhängigkeit von der Reizstärke.

b) Die Bedeckung der Haut. Der Mensch ist darauf angewiesen, durch künstliche Schutzmittel der Wärmeabgabe entgegen zu wirken. Trotzdem die Kleidungsstoffe nach Versuchen von Péclet und Forbes, ferner von Schuster ein hundertmal besseres Leitungsvermögen besitzen als Luft*), so gewähren sie dennoch ausgiebigen Schutz und zwar wesentlich durch Verhinderung der Strahlung.

Rumpel, welcher zur Bestimmung der relativen Strahlung sich einer Thermosäule bediente, setzt die Ausstrahlung von der nackten Haut = 100 und fand an derselben Hauptpartie nach Bedecken mit einem Wollhemd 73, nach Ueberziehen eines Leinenhemdes auf ersteres 60, nach Anlegen der Weste 46 und des Rockes 33 pCt. der ursprünglichen Strahlung.

Einen nicht zu unterschätzenden Einfluss auf die Wärmeabgabe vom Körper übt besonders die zwischen Haut und Kleidung vorhandene Luftschicht. Schuster bekleidete einen mit Chagrinleder überzogenen, mit warmem Wasser gefüllten Messingcylinder dicht mit Kleiderstoffen und fand durch Ablesen eines mit dem Cylinder verbundenen Thermometers eine Hemmung der Wärmeabgabe um 4—20 pCt. Versuche, bei denen dieselben Stoffe den Cylinder in einer Entfernung von 0,5 *cm* umgaben, erwiesen eine Hemmung von 28—34 pCt.

---

*) Bezüglich ihres Leitungsvermögens unterscheiden sich die Kleiderstoffe ihrer Qualität nach wenig von einander, vielleicht mit Ausnahme der Seidengewebe, welche die Wärme schlechter zu leiten scheinen. Mit Kupfer verglichen, leiten sie 200 mal schlechter.

Die in unmittelbarer Berührung mit der Haut befindliche Luftschicht kann als mehr oder weniger ruhend angesehen werden, je nach der Dichte der bedeckenden Stoffe, weshalb auch unter Voraussetzung gleichen Feuchtigkeitsgrade der Haut die Verdunstung gehemmt erscheint, so dass Schwitzen unter sonst gleichen Umständen bei dichter Bekleidung leichter eintritt.

Nach C. Wurster beträgt bei einem Temperaturoptimum des künstlichen Klimas von 30° die relative Feuchtigkeit 30 pCt., entsprechend einem ungefähren Wassergehalt von 10 *g* pro Cubikmeter Luft. Wenn die Temperatur der Zwischenschicht 37,5° erreicht, dann stellt sich Schweisssecretion in tropfbar flüssiger Form ein, namentlich bei vollkommen wasserdichter Bedeckung durch Guttapercha, Kautschuk etc.

Durchnässte Kleider gewähren nicht nur keinen Schutz, sondern begünstigen die Wärmeabgabe. Ein Glied mit feuchter Flanellbinde z. B. umwickelt, verliert durch Strahlung ebensoviel an Wärme, als im unbekleideten Zustand. Hierzu kommt noch der Effect der Wasserverdunstung, so dass der Wärmeverlust sich um das Dreifache höher stellt, als nackt bei gleicher Temperatur. Im Bade wird ca. das 8fache an Wärme abgegeben als in gleichwarmer Luft.

Den weitesten Spielraum für die Wärmeentziehung durch Verdunstung gewährt die nasse Haut der nackten Amphibien; diese wird um so stärker werden, je wärmer die Luft und je schneller die Bewegung der letztern, Momente, welche eine Abkühlung der betreffenden Thiere unter die Temperatur der umgebenden Luft zu bewirken im Stande sind. Bei Warmblütern werden diese physikalischen Einflüsse wesentlich dadurch paralysirt, dass die Hautfläche mit Haaren oder Federn bedeckt und gewöhnlich von benetzender Flüssigkeit frei ist.

Die natürliche Hautbedeckung der Warmblüter übt bezüglich der Verminderung der Wärmeabgabe denselben, wenn nicht einen höheren Einfluss aus als die Bekleidung des Menschen. Als begünstigendes Moment finden wir auch hier eine durch Anordnung der Haare gebildete stehende Luftschicht, deren Bedeutung bei Berücksichtigung der Versuche von Schuster nicht zweifelhaft sein kann. In unmittelbarer Nähe der Haut sehen wir die Haare durch grössere Zwischenräume von einander getrennt als im Bereich der Spitzen, wo sie in Folge einer stärkeren Neigung zu der Hautfläche in innigere Berührung mit einander treten, ein Umstand, welchen besonders Peters (Ludwigslust) hervorhob.

Auf diese Weise entstehen Räume, welche mit den zwischen Doppelfenstern vorhandenen einige Aehnlichkeit haben und auch Aehnliches leisten wie jene. Das Federkleid bietet gleiche Verhältnisse insofern, als sowohl Deck- als Flaumfedern an ihrem Spulentheil, wegen der mangelnden Fortsetzung der Fahne bis unmittelbar zur Haut, Raum zur Bildung einer ausreichenden Luftzwischenschicht gewähren.

Eine prompte functionelle Anpassung der Haar- und Federdecke an den Wechsel des Klimas erhöht noch die Bedeutung dieses natürlichen Schutzmittels. Die in der gemässigten Zone lebenden

Säuger legen mit Beginn der kälteren Jahreszeit ihren Winterpelz an, welchen sie mit Eintritt der milden Jahreszeit durch weniger dichte und kürzere Behaarung ersetzen. Die Vögel erhalten nach der 4 bis 6 Wochen dauernden Herbstmauser (im Spätsommer oder Herbst) ein in mehr oder weniger grossem Umfange erneutes Federkleid. Die Frühlingsmauser gewährt ihnen das durch lebhaftere Färbung ausgezeichnete Hochzeitskleid, welches auch der Nothwendigkeit erhöhter Wärmeabgabe Rechnung trägt. Dass einzig und allein die Witterungsverhältnisse bei diesem Wechsel bestimmend einwirken, geht, abgesehen von dem früher angeführten Hösslinschen Versuch, auch daraus hervor, dass das Winterkleid bei milder Witterung später angelegt wird als sonst, wofür der Herbst 1889 ein Beispiel bietet. Während erfahrungsmässig Füchse und Hasen Anfangs October sich mit Winterpelz versehen, trugen sie ausnahmsweise ihr Sommerkleid im genannten Jahre noch im November, Anlass genug für waidmännische Wettergreise, einen gelinden Winter zu prophezeien.

Ueber die Bedeutung der Qualität des Haares belehrt uns eine Beobachtung von Colin. Derselbe liess Ende Dezember bei einer Aussentemperatur von 3—4° ein Pferd, welches sein Haar noch nicht gewechselt hatte, mit zwei anderen, mit Winterhaar versehenen eine Nacht hindurch in einem geöffneten Stalle stehen. Bei ersterem fand er die Hauttemperatur am Rumpf zu 31—33°, bei letzteren um 5—6° höher. Ein Merinowidder hatte nach einem mehrere Stunden dauernden Aufenthalt im Freien bei — 5° eine Hauttemperatur von 35,5°, ein Widder von Poitou mit grober Wolle unter gleichen Bedingungen mehrere Grad weniger. Bei Angehörigen der Heerde kann die Hautwärme im Stall bis 37, selbst 37,5° ansteigen. Ein Ziegenbock, welcher bei — 8° gemächlich im Freien herumspazierte, zeigte 36 - 37° Hauttemperatur.

Die Haardecke schützt nicht nur vor zu starker Abkühlung, sie ist auch im Stande die Schwankungen der Lufttemperatur zwischen 0° und 20° bis 25° zu moderiren, so dass die Temperatur am Rumpf während des grossten Theiles des Jahres beinahe dieselbe bleibt.

Entfernung des Haarkleides auf künstlichem Wege durch Scheeren etc. versetzt die Thiere in dieselbe Lage wie das Ablegen der Kleider den Menschen. Ein Meerschweinchen, welches nach Calorimeterversuchen von Rumpel bei einer Körpertemperatur von 38,4° pro Stunde 3,36 Cal. lieferte, gab im geschorenen Zustand 4,48 st. Cal. ab, wobei die Eigentemperatur auf 37,6° herunterging. Der Verlust des Haarkleides hatte somit unmittelbar eine Vermehrung der Warmeabgabe um 33,3 pCt. bewirkt. Eine derartige Steigerung des Verlustes an lebendiger Kraft bleibt nicht ohne Rückwirkung auf den Stoffwechsel. Zur genaueren Feststellung dieser Verhältnisse benutzte Weiske zwei ausgewachsene, auf Beharrungsfutter gesetzte Hammel, deren Stickstoffumsatz im ungeschorenen und hierauf im geschorenen Zustand festgestellt wurde. Als Resultat ergab sich, dass trotz vollkommen gleicher Nahrungsaufnahme

in beiden Perioden (21,9 *g* N pro Tag und Stück) nach Entfernung der Haardecke vom Körper bei jedem Versuchsthier eine Vermehrung des N-Umsatzes um reichlich 1 *g* pro die stattgefunden hatte, während der N-Ansatz sich um beinahe dieselbe Zahl vermindert hatte. Aus dem Vergleich der Wasseraufnahme und Ausgabe geht hervor, dass die Thiere nach der Schur weniger Wasser consumirten als vorher und dass die Wassermenge, welche durch Re- uud Perspiration im geschorenen Zustande ausgeschieden wurde, eine wesentlich geringere war als bei voller Wolle, Thatsachen, für deren Erklärung eine Einschränkung der Feuchtigkeitsproduction unter Einfluss des Nervensystems heranzuziehen ist. Die Verdaulichkeit des Futters erwies sich in beiden Versuchsperioden als nahezu gleich.

Die Rectaltemperatur der geschorenen Schafe sinkt während der nächsten 5—6 auf die Schur folgenden Tage um 1—2°, wie Ellenberger constatirte. Bei Pferden bedingt das Scheeren eine Abnahme bis zu 1—1½°; nach einigen Tagen tritt eine Ausgleichnng ein (Siedamgrotzky).

Um zu ermitteln, inwieweit das Abscheeren der Haare die Hauttemperatur beeinflusst, entfernte Colin bei einem Pferde die Haare einer Brustseite, nachdem die Temperatur der Subcutis vorher zu 35° ermittelt war. In diesem Zustand der Winterkälte von 0° ausgesetzt, betrug die Abkühlung in aufeinanderfolgenden Perioden von 5 zu 5 Minuten 2,8 1,6—1,5 -0,31 0,5–0,7—0,3 0,2, in Summa 8° in 40 Minuten. Auf der nicht geschorenen Seite war die Temperatur nur um 0,5° gefallen. Die Temperaturdifferenz bleibt aber nicht in gleichem Umfange auf die Dauer bestehen. Nach analoger Behandlung eines zweiten Pferdes im kalten Stall fing die auf 26,6° erniedrigte Hauttemperatur an der ihrer Haare beraubten Seite im Verlauf der vierten Stunde zu steigen an, bemerkenswerther Weise auch auf der nicht geschorenen Seite, so dass sich am nächsten Tage die Temperatur von 26,6° auf 33° resp. von 35° auf 36° gehoben hatte. Im Freien, bei −4°, vergrösserte sich die Differenz sofort um einige Grade: Nicht geschorene Seite 36°, geschorene 31°. Die Innentemperatur erhielt sich während des Versuchs unverändert auf ca. 38°. Unter der Einwirkung von strömendem Regen, kann sich die Hauttemperatur ebenfalls bedeutend modificiren. Als die Brustwand eines Versuchspferdes mit eiskaltem Wasser berieselt wurde, zeigte ein unter die Haut geschobenes Thermometer nach 15 Minuten eine Temperaturerniedrigung um 3,1° an (34,7—31,6°). Unmittelbar nach der letzten Thermometerablesung wurde das benässte Haar abgeschoren; die weitere Benetzung ergab, ebenfalls nach Verlauf von 15 Minuten, einen Temperaturabfall von 19,9°; die Haut hatte sich von 31,6° auf 11,7° — die Temperatur der umgebenden Luft — abgekühlt, ein Beweis für den wirksamen Schutz der schräg gestellten und mit einer umhüllenden dünnen Fettschicht versehenen Haare.

Welchen Vortheil gewährt nun in ökonomischer Beziehung das

Scheeren der Hausthiere, da es doch anscheinend nachtheilige Folgezustände mit sich führt? Diese vielfach discutirte Frage lässt sich ebenfalls befriedigend beantworten. Sehen wir zu, wie sich geschorene Thiere bei der Arbeit verhalten. Nach den von Peters an 7 Kavalleriepferden angestellten Temperaturmessungen betrug die durch Bewegung im Freien erzeugte mittlere Temperatursteigerung des behaarten Pferdes 0,42°, des geschorenen unter denselben Verhältnissen 0,65°, ein Resultat, welches bei jedem einzelnen Pferde ein gleichlautendes war. Es bedingt demnach die vermehrte Wärmeabgabe bei gebotener Gelegenheit zur Arbeit eine erhöhte Wärmeproduction, veranlasst durch gesteigerte Muskelcontraction, die ihrerseits einen noch grösseren Verbrauch von oxydablen Substanzen voraussetzt, als der Verlust der Haare an sich bedingt. Die Folge ist eine lebhaftere Fresslust, eine Hebung des gesammten Stoffwechsels. Es genugt aber selbst die von Weiske nach dem Scheeren constatirte Erhohung des Stoffumsatzes bei Stallruhe allein, um die Mastfähigkeit eines Thieres zu steigern. Bei einem in Belgien mit besonderer Sorgfalt durchgeführten Versuche zeigten je 6 Stück geschorene Ochsen gegenüber den ungeschorenen

in den ersten zwei Monaten je 23 *kg* Mehrgewicht,
» » nächsten zwei Monaten » 14 » »
im fünften Monat » 5 » »

Es hatte demnach in 5 Monaten ein Mehransatz von je 42 *kg* stattgefunden, pro Tag eine Zunahme um durchschnittlich 280 *g*. Zu bemerken ist, dass gegen den Schluss des Versuches der Gewichtsunterschied nicht mehr besonders stark zu Gunsten der geschorenen Thiere in die Wagschale fällt, ein Umstand, der jedenfalls in Beziehung zum Nachwachsen der Haare gebracht werden kann, welche sich in 16 bis 20 Wochen wieder ersetzen. Nach einer Beobachtung von Laguerrière gilt etwas ähnliches auch von Pferden. Jedes der geschorenen Versuchspferde wog nach 6 Monaten im Vergleich zu den nicht geschorenen durchschnittlich 20 *kg* mehr.

Entblösste oder von Haaren befreite Haut kann zu einer ungleich höheren Wärmeabgabe, vorwiegend durch Zunahme der Strahlung, gezwungen werden durch Behandlung mit reizend einwirkenden Mitteln, aber auch mit solchen, die sich indifferent verhalten. Nach Masje beweist die Zunahme des Strahlungsvermogens während der Kältewirkung, bei welcher eine Contraction der Gefässe eintritt, dass hauptsächlich eine lebhaftere moleculare Bewegung im Gewebe als Ursache hierfür anzusprechen ist. Hautreize, z. B. Einpinselung von Jodtinctur auf entblösste Hautpartieen führen eine Steigerung der Wärmestrahlung fast um das Doppelte des ursprünglichen Werthes herbei und nicht nur der direct betroffenen Körperstellen, sondern auch der benachbarten. Aehnliches lässt sich auch nach Einreiben indifferenter Mittel, beispielsweise von Vaseline constatiren, eine Beobachtung, welche Masje dazu führt, das Sinken der Körpertemperatur eventuell den Eintritt des Todes bei rasirten und gefirnissten Thieren, sowie bei ausgedehnten Ver-

brennungen der Haut ebenfalls mit einer Zunahme des Strahlungsvermögens der Oberfläche in Beziehung zu bringen.

Aus älteren Versuchen von Laschkewitz lässt sich die Ursache, weshalb die Wärmeabgabe namentlich nach Ueberfirnissen der Haut erhöht wird, leicht begreifen. Die Gefässe unterhalb gefirnisster Hautstellen erweitern sich stark in Folge eintretender Lähmung und die Temperatur, in der Subcutis gemessen, steigt an. Die Körpertemperatur kleinerer Versuchsthiere (Kaninchen etc.) sinkt auch nach Auftragen des Firniss auf einen kleineren Hautabschnitt ($^1/_4$—$^1/_8$) und es gehen die Thiere schliesslich zu Grunde. Wurde die Wärmeabgabe durch Einhüllung in Watte verhindert, so sank die Körpertemperatur nicht und die Thiere blieben am Leben. Für den Menschen (Senator) und für grössere Thiere bedingt partielles, selbst totales Ueberstreichen (Ellenberger) keine unmittelbare Todesgefahr. Schafe und Hunde scheinen diese Procedur weniger gut vertragen zu können als Schweine. Bei ersteren entstehen eventuell neben venöser Hyperämie Stauungsödeme und hydropische Ergüsse in den Körperhöhlen, Erscheinungen, welche bei Hunden fehlen. Bei diesen beschränken sich die krankhaften Symptome auf eine Steigerung der Pulsfrequenz, Abnahme der Zahl der Athemzüge und Sinken der Innentemperatur, welche bei allen Thiergattungen zu beobachten ist.

Schwache, heruntergekommene, junge Thiere können verenden, namentlich dann, wenn man das Ueberfirnissen unmittelbar nach dem Enthaaren vornimmt. Gesunde und kräftige erwachsene Thiere sterben niemals, wenn erst einige Tage nach dem Enthaaren gefirnisst wird, d. h. zu einer Zeit, in der sich die Thiere dem neuen Zustand accommodirt haben. Die nach dem Einölen oder Firnissen bei Pferden wahrzunehmenden Erscheinungen stimmen mit den nach Anwendung von Hautreizen auftretenden überein. Regelmässig beobachtet man eine Verlangsamung und Vertiefung der Athemzüge bis auf 4 p. M., sodann ein Sinken der Temperatur um 1, 2, sogar 3°, ferner eine Steigerung der Zahl der Pulse um 10—20 p. M. und darüber. Ausserdem stellt sich stets Muskelzittern ein, eine Erscheinung, welche sich auch nach längere Zeit fortgesetztem Baden geltend macht (Löwy) und zweifellos mit vermehrter Wärmeabgabe im Zusammenhang steht. Vielfach treten selbst clonische Muskelkrämpfe, namentlich an den Bauch- und Kruppenmuskeln ein, die sich mitunter so heftig gestalten, dass Erschütterungen des ganzen Pferdes bemerkbar werden. Ferner zeigten die Thiere ein gewisses Unbehagen, vorübergehende Appetitlosigkeit. Gewöhnlich bilden sich auch ödematöse Schwellungen an der Bauchwand und an den Extremitäten aus. Die Harnsecretion erschien meistens einige Tage nach dem Firnissen vermehrt, die Harnstoffausfuhr gesteigert.

c) Der Blutgehalt der Haut. Bei Thieren finden, wie Schiff an Kaninchen entdeckt hat und von Senator u. A. bestätigt wurde, auch im gesunden Zustande rhythmische Verengerungen und Erweiterungen der Hautgefässe statt, welche, abgesehen von psychischen

Alterationen, Schreck u. dergl., theils durch die normalen Schwankungen der Wärmeproduction im Thierkörper, theils durch die wechselnde Temperatur der Umgebung veranlasst werden. Leichtes Aufklopfen oder plötzliches Berühren des Körpers veranlassen ein besonders an den Ohrgefässen leicht sichtbares Spiel von Verengung und Erweiterung, welches bei Temperaturdifferenzen der Aussenluft nach Erwärmen einer durchschnittlich verminderten, nach Abkühlen einer durchschnittlich vermehrten Gefässspannung weicht, wie die zu- resp. abnehmende Hautröthung erkennen lässt. Auch bei Hunden macht sich bei grosser Hitze z. B. auffallende Röthung an der unbehaarten Innenfläche der Ohrmuschel bemerklich. Erweiterung der Hautgefässe hat Vermehrung, Verengung Verminderung des Wärmeverlustes zur Folge. Es liegt auf der Hand, dass die unter Einwirkung der Kälte an Blut verarmte Haut einen wirksameren Schutz vor zu grosser Wärmeabgabe gewährt, als wenn ohne diese Regulationsvorrichtung nach wie vor dieselbe reichliche Blutmenge ihren Wärmevorrath an die Umgebung ungehindert ausstrahlen könnte. Die Haut an sich nimmt in ihrer Wärmeleitungsfähigkeit um so mehr ab, je geringer der Blutreichthum.

d) Die Schweisssecretion. Bereits im Jahre 1758 machte G. Ellis die Beobachtung, dass bei einer Temperatur von 40,55° im Schatten (in Süd-Carolina) das Thermometer auf 36,11° sank, wenn er es an seinen Körper anlegte. Auch Franklin constatirte an einem heissen Sommertage, dass sein Körper niedriger temperirt war als die umgebende Luft, und erklärte dies aus der Abkühlung durch die lebhafte Verdunstung des Schweisses. Ein Versuch von Blagden ist besonders geeignet den Einfluss der Verdunstung von Flüssigkeit auf die Wärmeabgabe zu erläutern. In einen auf 113° erwärmten Ofen wurden zwei mit Wasser angefüllte Gefässe gebracht, von welchen die Oberfläche des einen mit einer Oelschicht bedeckt war. In diesem Gefäss gerieth das Wasser ins Kochen, während die Temperatur im anderen Gefäss nur auf 60° stieg. Die auf der Körperoberfläche vorhandene Flüssigkeit kann bei jeder Temperatur verdampfen, natürlich um so rascher, je höher die umgebende Temperatur. Die durch den verdunstenden Schweiss erzeugte Abkühlung wird sich demzufolge um so energischer geltend machen, in je wärmerer Umgebung sich ein Individuum befindet. Bei nicht zu hoher Aussentemperatur kann auf diese Weise die Körpertemperatur erhalten bleiben. A. Frey fand während des Aufenthaltes in einem trockenen Luftbade von 50° in Folge reichlicher Schweissbildung die Rectaltemperatur in den ersten 30 Minuten unverändert (in der Axillargrube um 0,3—0,5° höher). Die Anregung zur Secretion erfolgt in derartigen Fällen von den Hautnerven aus auf reflectorischem Wege.

4. Grenzen des Regulationsvermögens.

Erhöhung der Körpertemperatur.

a) In trockner erwärmter Luft. Die in dem soeben mitgetheilten Versuch von A. Frey angegebene Aussentemperatur von 50° dürfte für Menschen im unbekleideten Zustand diejenige Grenze sein, bei welcher die Körpertemperatur sich bei nicht zu langer Versuchsdauer constant erhalten lässt. Unter gewöhnlichen Verhältnissen liegt der Temperaturintervall für normale Regulation beim Menschen zwischen 27 und 37° (Senator). Im Luftbade von 65° hatte die Rectaltemperatur in den Versuchen von Frey nach 40—45 Minuten etwas, in der Achselhöhle von 37° auf 38—38,2° zugenommen. Bei längerem Aufenthalte tritt eine durchschnittliche Steigerung der Rectaltemperatur von 0,1° in Zwischenräumen von je 5 Minuten ein, bis Axilla und Rectum fast gleich temperirt sind. Es hat, wie aus der nachträglichen Steigerung der Rectaltemperatur hervorgeht, trotz der erhöhten Abgabe von Wärme durch Schweissverdunstung eine Erhöhung der Körpertemperatur durch directe Wärmeaufnahme stattgefunden, ein Umstand, welcher sich bei Organismen mit relativ grösserer Körperoberfläche in entsprechend höherem Grade bemerklich macht, wie Rosenthals Versuche an Kaninchen beweisen. In Luft von 11—32° veränderte sich deren Körpertemperatur nicht. Brachte er dieselben in einen Kasten, der auf 32—36° geheizt war (etwas über die durchschnittliche Hautwärme), so stieg ihre Eigenwärme schnell auf 41—42°. Auf dieser Höhe stellt sich dann die Eigenwärme constant ein. Die Thiere können diese hohe Temperatur Tage lang ertragen, nur verlieren sie bedeutend an Gewicht. Colin sah die Temperatur eines Kaninchens, das bei 30—32° der Sonne ausgesetzt war, von 39 auf 43,2°, selbst bis 44° ansteigen.

Bei Meerschweinchen, welche längere Zeit hindurch (bis zu 6 Tagen Litten) einer Temperatur von 36—37° ausgesetzt wurden, trat regelmässig intensive Verfettung (Infiltration und fettige Degeneration) der Organe ein, zuerst eine solche der Leber, dann des Herzens, der Nieren und Muskeln, von denen die Respirationsmuskeln zuerst ergriffen wurden. Die primäre Ursache dieser Erscheinungen sieht Litten, ebenso wie Senator in einer deletären Einwirkung der Temperaturerhöhung auf die rothen Blutkörperchen. Der dadurch hervorgerufene O-Mangel bewirke, dass das aus dem Eiweiss in vermehrter Menge abgespaltene Fett in den Organen unverbrannt liegen bleibe. Mit demselben Recht wird man aber eingetretene Coagulationsnekrose und fettige Degeneration in Folge Disgregation der Eiweissmolecüle in Folge der andauernden Temperaturerhöhung zur Erklärung der pathologischen Veränderungen heranziehen können. Beträgt nach Rosenthal die Temperatur im Wärmekasten 36—40° dann reicht die Wärmeregulirung nicht mehr aus; es nimmt die Eigenwärme schnell (in 1½—2 Stunden) bis 44—45° zu. Der Tod erfolgt meist sehr bald unter den Erscheinungen der

Herzlähmung, kann aber vermieden werden, wenn man das Thier rechtzeitig in gemässigte Wärme bringt. Herzaction und Respiration werden ausserordentlich frequent, nichtsdestoweniger genügt die entschieden vermehrte Leistung des Respirationsmechanismus nicht um die enorm gesteigerte Sauerstoffzehrung auszugleichen und selbst nach Einleitung künstlicher Athmung verenden die Thiere in manchen Fällen, wahrscheinlich in Folge eingetretener Functionsunfähigkeit der Nervencentren. Je kleiner das Thier, desto eher erliegt dasselbe den Folgen der Wärmewirkung.

Ein Sperling in einen Wärmekasten von 65° gebracht, öffnete im nächsten Augenblick den Schnabel, athmete ungestüm, wurde unruhig, fiel um und war todt, Vorgänge, welche sich innerhalb 4 Minuten abwickelten. Temperatur im Rectum 49°. Das Herz stand vollständig still, die Muskel hatten ihre Erregbarkeit gänzlich eingebüsst, die Todtenstarre war fast augenblicklich eingetreten. Kaninchen erlagen gleicher Temperatur unter denselben Erscheinungen binnen 20 Minuten.

In den Versuchen von Prévost und Fahrenheit starb ein Sperling binnen 8 Minuten in einem Ofen, in welchem ein Hund und eine Katze 28 Minuten lebten. Bei einer Temperatur zwischen 57,5 und 63,7° starb eine Maus nach 32 Minuten; ein Meerschweinchen lebte zwischen 62 und 80° 1 Stunde und 25 Minuten und verendete, nachdem es eine Körpertemperatur von 44° erreicht hatte (Delaroche und Berger). Haller erwähnt, dass ein Hund im Wärmeapparat nach 18 Minuten suffocatorisch starb, ohne dass Schweisssecretion eingetreten wäre. Blutiger Schaum stand ihm vor dem Maul. Die Wärmedispnoe macht sich beim Hunde besonders stark bemerklich. Das Athmen geschieht keuchend, wobei die Zunge lang aus dem geöffneten Maul hervorhängt. Der Wärmeverlust seitens der Lunge beträgt allerdings nur einen geringen Bruchtheil der gesammten Wärmeabgabe und vermag auch die gesteigerte Frequenz nicht erheblich regulirend einzugreifen, wie daraus hervorgeht, dass die Körperwärme auch dann noch sehr bedeutend steigt, wenn der Körper sich in warmer Luft befindet, die eingeathmete Luft aber kalt ist; zweifellos schafft aber die erhöhte Frequenz in gewissem Grade Ersatz für den reichlicher verbrauchten Sauerstoff. In einem anderen Versuch ging eine Katze trotz reichlichster Schweisssecretion zu Grunde, nachdem sie 17 Minuten in einem auf 63° erwärmten Raum zugebracht hatte. Colin beobachtete bei Katzen und Kaninchen eine etwas längere Lebensdauer unter ähnlichen Verhältnissen. Nach seiner Angabe lebten diese Thiere bei 56—65° bis zu 4 Stunden, eine Goldammer über eine halbe Stunde. Grössere Thiere ertragen hohe Temperaturen ungleich besser. Ein Eselfüllen von 18,5 *kg* Körpergewicht wurde in dem Versuchsraum bei einer Temperatur von 60—75° nach 2 Stunden 50 Minuten zwar sehr schwach gefunden, starb aber nicht, obwohl die Temperatur von 37,4 auf 43,4 gestiegen war. Innerhalb dieser Zeit hatte dasselbe 639 *g* durch Feuchtigkeitsverlust

von Haut und Lunge eingebüsst, d. h. 12,4 *g* pro *kg* und Stunde (Delaroche und Berger).

In welchem Grade die Peripherie des Körpers befähigt ist, trotz des schlechten Wärmeleitungsvermögens der Haut, von aussen her erwärmt zu werden, lässt sich aus einem von Colin angestellten Versuche entnehmen. Einem Pferde wurde ein Thermometer unter die Haut gebracht und das Thier mit der betreffenden Seite der Einwirkung der Sonnenstrahlen ausgesetzt. Die Temperatur der Luft im Schatten betrug 30°, die der Subcutis 36,3. Nach der ersten Minute der Insolation war das Thermometer auf 37,8° gestiegen und zeigte nach je 2 folgenden Minuten 38,8—39,5—40,0—40,7—41,0—41,4—41,8—42,6—42,8—42,8—43,2—43,2—43.4° eine Zunahme um 7° in circa einer halben Stunde. Nachdem das Pferd in den Schatten gestellt war, ging die Temperatur herab, hatte aber nach 50 Minuten ihren ursprünglichen Stand noch nicht erreicht. Die Ablesungen im Schatten ergaben

nach	2	Minuten	40,6°
»	4	»	39,8°
	6		39,2°
»	8	»	39,0°
	10		38,7°
	15	»	38,5°
	25	»	38,2°
	35	»	38,1°
»	50	»	37,9°

Es ist deshalb sehr erklärlich, dass Thiere unter dem Einfluss der Insolation, namentlich kleinere, zu Grunde gehen können. Ein von Colin in einem Drathkäfig den Sonnenstrahlen ausgesetzes Kaninchen starb nach 3½ Stunden. Nach Breitung braucht Erhöhung der Rectaltemperatur nicht vorhanden zu sein. Er fasst den Sonnenstich auf als eine Erschöpfungsparese des Athemcentrums im Anschluss an Stauungshyperämie im Hirn in Folge einer Lähmung des Kopfsympathicus. Mitunter spielt auch directe Erwärmung des Schädelblutes eine Rolle, so bei Soldaten z. B., bei denen die Temperatur unter dem Helm bis 20° mehr betragen kann als die der umgebenden Luft. Die Parese tritt unter dem Bilde der Asphyxie auf (Luftschnappen) und endet vielfach mit plötzlichem Tode, nicht selten trotz Körperruhe und reichlichen Trinkens. Bartke beschreibt einen Fall von Sonnenstich beim Pferde. Ohren und Schädel fühlten sich vermehrt warm, die Gliedmassen kühl an. Der Tod erfolgte unter tobsuchtartigen Anfällen mit Brechanstrengungen innerhalb 3 Stunden. In den Tagen, wo die Temperatur unter dem Einfluss heisser Winde bis auf 40, selbst 50° ansteigt, wird der Effect der Insolation durch die Erwärmung des Blutes von den Respirationswegen aus noch gesteigert.

Finden bei hoher Aussentemperatur gleichzeitige Köperbewegungen statt, wie solche bei angestrengter Arbeit, bei Märschen oder Maneuveriren in schwierigem Terrain, bei langgerittenen Attaquen noth-

wendigerweise ausgeführt werden müssen, dann kann der Tod und zwar unter Zunahme der Körpertemperatur auch eintreten, ohne den Einfluss der directen Bestrahlung. Man spricht dann von Hitzschlag. Bei Pferden äussern sich die Vorboten unter dem Bilde allgemeiner Ermattung und Athemnoth (40—60 Athemzüge pro Minute, Wärmedispnoe „Sommerdämpfigkeit") mit starkem Schweissausbruch. Bongartz empfiehlt in derartigen Fällen ausgiebige kalte Begiessungen. Bei Reitpferden, besonders solchen mit wenig gewölbtem Abdomen ist die durch übermässig festes Gurten behinderte Respirationsthätigkeit für die nachweislich vorhandene Kohlensäureüberladung des Blutes (dunkles theerartiges Blut) wesentlich mit verantwortlich zu machen. Hin und wieder tritt der Tod noch bis zu 3 Tagen nach stattgehabter Anstrengung ein in Folge schwerer Ernährungsstörungen der gesammten Musculatur (Myocardium und Skeletmusculatur trocken, trübe; Haut, Lungen, Hirnhäute hyperämisch). Mastschweine erliegen erfahrungsmässig häufig genug einem Fusstransport auf ebener Landstrasse.

b) In dampfgesättigter warmer Luft nimmt die Körpertemperatur ungleich rascher zu als in trockner und zwar nicht nur durch directe Wärmeaufnahme, sondern durch gleichzeitige Verhinderung der Wärmeabgabe. A. Frey mass im Dampfbade von 45°.

	In der Axilla	im Rectum
im Beginn	37,0	37,8
nach 8 Minuten	37,8	37,8
» 17 »	—	38,8
» 25 »	39,5	—

Ergänzend kann ich hinzufügen, dass in einigen Selbstversuchen bei Temperaturen zwischen 42 und 46° nach durchschnittlich 35 Minuten die Rectaltemperatur sich auf 41,5° erhob, wänrend die Temperatur in der Achselhöhle noch nicht 40° erreicht hatte. Frey verknüpfte mit den Temperaturmessungen einige Stoffwechselbestimmungen. Die Urinmenge nahm bei N-Gleichgewicht und gleichmässiger Wasseraufnahme in der Versuchsperiode um $^1/_4$ der mittleren Temperatur ab unter Steigerung des specifischen Gewichtes bis 1027 (im Luftbade um $^1/_3$ der Norm). Am Tage nachher war das Harnquantum vermehrt und verringerte sich erst im Laufe von 5 Tagen auf das ursprüngliche Volumen. Die Harnstoffausscheidung nahm um $^1/_3$ des Durchschnitts zu und erreichte ebenfalls erst nach 5 Tagen den ursprünglichen Stand. Die Menge der Harnsäure hatte sich verdoppelt resp. verdreifacht, ebenso zeigte sich die Schwefel- und Phosphorsäureausscheidung wesentlich und nachhaltig vermehrt. Im Luftbade war die Harnsäurezunahme geringer als im Dampfbad.

Bei kleineren Thieren erreicht die Körpertemperatur im Dampfbade eine verhängnissvolle Höhe. Delaroche und Berger constatirten bei einem Meerschweinchen ein Ansteigen von 38° auf 44°, worauf es zu Grunde ging.

c) Heisse Wasserbäder haben eine noch intensivere Wirkung als

das Dampfbad. Lemoinier vermochte ein Bad von 37,78° eine halbe Stunde ohne Beschwerden zu ertragen; in einem Bade von 44,44° konnte er es nur 8 Minuten aushalten.

Ein Hund von Hoppe, welcher in ein Wasserbad von 48° getaucht wurde, zeigte binnen 3 Minuten einen Temperaturzuwachs von 2,7° im Rectum.

Pflüger versenkte Kaninchen in ein Wasserbad, dessen unterhalb 39° gelegene Temperatur eben ausreichte, die normale Eigenwärme derselben (39,3°) zu erhalten und bestimmte an den tracheotomirten und nach Metronomtact künstlich respirirten Thieren den O-Verbrauch und die CO_2-Ausscheidung. Der Wärmeverlust des Thieres ist hierdurch auf ein relatives Minimum herabgedrückt und der Organismus gezwungen, sein Aeusserstes zu thun, um trotz der sehr warmen Umgebung seine eigne Temperatur möglichst niedrig zu halten. Steigert man nun die Wasserwärme, so wächst auch die Innentemperatur des Thieres. Während dieses Wachsens oder nach dem Zeitpunkt wo die Eigenwärme auf bestimmter, das Leben noch nicht unmittelbar gefährdenden Höhe (42°) verharrt, verbraucht das Thier mehr O und scheidet mehr CO_2 aus, als vorher, wo es noch Normaltemperatur hatte. Kühlt man nun langsam das Thier wieder auf normale Körperwärme ab, so sinkt auch die Energie des Stoffwechsels gradatim auf ungefähr den früheren kleineren Werth. Hieraus folgt der wichtige Satz, dass jenseits der oberen Grenze der möglichen Regulation die Dissociationsprocesse der lebendigen Materie durch Temperatursteigerung in analoger Weise zunehmen, wie in der unbelebten.

Aus den Beobachtungen von Delaroche und Berger, mit deren Versuchsergebnissen sich jene von Krishaber, Rosenthal u. A. in Uebereinstimmung befinden, ist eine Steigerung der Eigenwärme um 6—7° für alle Warmblüter tödtlich.

Für alle Wirbelthiere ohne Ausnahme — nach Spallanzani und W. Edwards auch für Kaltblüter — wird eine Innentemperatur von 44° stets als lebensgefährlich anzusehen sein. Ausnahmen kommen jedoch vor. Lorentzen sah noch bei 44,90° Rectaltemperatur (an 3 verschiedenen Tagen bei einer 20jährigen hysterischen Frauensperson mit schweren nervösen Störungen) Genesung erfolgen. Bei 45 oder 46° tritt der Tod innerhalb sehr kurzer Zeit ein. Die Art und Weise, wie die Temperaturzunahme erreicht wurde, kommt hierbei nicht in Betracht.

Erniedrigung der Körpertemperatur.

a) Im kalten Wasserbade. Gehen wir von den Bedingungen aus, denen Pflüger seine Kaninchen im Beginn des oben erwähnten Versuchs unterwarf, wo also Normaltemperatur vorhanden und das Thier einem relativ minimalen Wärmeverlust ausgesetzt ist, und lassen wir das Bad sich allmälig von selbst oder durch Zusatz von kaltem Wasser abkühlen, so wird die Temperatur des Thieres meistens bald zu sinken anfangen, zuweilen nach einer voraufgegangenen unbedeutenden

Steigerung. Sobald die Eigenwärme ca. 37,3° erreicht hat, beginnt die Intensität des Stoffwechsels sich energisch zu heben, so dass Werthe auftreten wie solche nach Erwärmung über die Normaltemperatur beobachtet wurden. Diese vermehrte Sauerstoffzehrung und Kohlensäureproduction erhält sich bei weiterem Sinken der Körpertemperatur. Ist dieselbe aber unter 30° (28—26°) angelangt, mitunter auch schon früher, dann beginnt der Stoffwechsel ausserordentlich und um so mehr abzunehmen, je weiter sich die Eigenwärme des Thieres vermindert. Die Werthe des Stoffwechsels erreichen bei 20° Rectaltemperatur die Hälfte der Norm.

Wenn man nun ein auf 20° abgekühltes Kaninchen in ein Bad bringt, welches dauernd auf 37—40° erhalten wird, so erwärmt sich der Körper wiederum langsam und der Stoffwechsel wächst fortwährend in dem Masse, als die Temperatur des Thieres ansteigt, bis abermals, wenn die Erwärmung des Körpers bis auf 34—37° vorgeschritten ist, ein dem früheren annähernd gleiches Stoffwechselmaximum auftritt, welches sich verringert, bis die Normaltemperatur wiederhergestellt ist.

Innerhalb bestimmter Grenzen der Eigenwärme, welche beim Kaninchen zwischen 30 und 37° liegen, vermag der Organismus durch Vermehrung des Umfanges der Oxydationsprocesse gegen das Sinken der Körperwärme anzukämpfen, jenseits der unteren Grenze erlangt das allgemeine Naturgesetz seine Gültigkeit, dass mit abnehmender Temperatur auch die chemische Umsetzungsfähigkeit sich verringert.

Mit diesen Versuchsergebnissen stimmen die Erfahrungen überein, welche Colin, soweit es ihm möglich war, gesammelt hat. Ein Hund, welcher bis auf den Kopf in ein Wasserbad von 20° eingetaucht worden war, hatte nach Ablauf von 5—6 Stunden eine Rectaltemperatur von 24°. Aus dem Wasser herausgehoben, ging die Eigenwärme stündlich um 1,5—2° in die Höhe, bis die Normaltemperatur erreicht war.

Welcher Art sind aber die Folgen, wenn die Thiere längere Zeit im Bade von 20—25° verbleiben? Colin's Versuche geben die Antwort: Sie sterben durchschnittlich, nachdem im Verlauf von 6—8 Stunden eine Temperatur von 20° erreicht ist, innerhalb 24—30—36 Stunden, grosse später, kleine früher. Ein Hund grösster Rasse lebte in Wasser von 15° zwei Tage. Seine Anfangstemperatur war von 38,5° bis auf 26° — im Stadium der Agonie gemessen — herabgegangen. Ein kleiner ausgewachsener Hund verendete in einem Bade von gleicher Temperatur bereits nach 7 Stunden unter asphyktischen Erscheinungen. Das Blut in den Gefässen war zum Theil geronnen.

Besprengen oder Anwendung von Douchen zieht bei weitem nicht die schädlichen Folgen nach sich als ein Vollbad. Ein erwachsener hungernder Hund von 22 *kg* ertrug, eingepfercht in einen Steintrog, einen seinen Rücken berieselnden Wasserstrahl von ca. 21° 6½ Tag hindurch, bevor er dem Tode erlag.

Bäder von niedrigerer Temperatur als 15° werden in verhältnissmässig sehr kurzer Zeit tödtlich. Bei einem 20,5 *kg* schweren Jagdhund

sank die anfängliche Rectaltemperatur von 40° in halbstündlichen Zwischenräumen in einem Bade von 11° auf 37—33,3—29,8—26,4—23,6—21,6° und starb ersterer bei 21,5° nach Ablauf der dritten Stunde; in noch kürzerer Zeit, nämlich nach 35 Minuten ein 4 Monat alter Hund von 4,17 *kg* bei einer Endtemperatur von 25°. Mit dieser Angabe steht eine von Horvath gemachte Mittheilung in vorläufig unaufgeklärtem Widerspruch, wonach junge Hunde eine wiederholte Abkühlung ihres Körpers unter 5° überstehen. Kaninchen verlieren in 15° kaltem Wasser nach Colin 10, 15 selbst 17° innerhalb einer Viertelstunde und gehen im Verlauf von 2 oder 3 Stunden zu Grunde.

Durch Bäder von 0° wird die Lebensdauer nicht wesentlich abgekürzt, es macht sich aber die Temperaturerniedrigung noch energischer geltend. Die Abkühlung eines 10 *kg* schweren Hundes mit 38,6° Anfangstemperatur schritt in halbstündlichen Intervallen wie folgt vor: 34—25—19—14—11°. Zwanzig Minuten nachher gab er kein Lebenszeichen mehr von sich. Ein Seite an Seite mit dem Hunde versenktes 3 *kg* schweres Kaninchen lebte 2 Stunden. Seine Temperatur fiel von 39° in demselben Zeitraum auf 29,2—19—12,4°. — Das Ende erfolgt gewöhnlich unter den Erscheinungen des Tetanus.

Wie nicht anders zu erwarten, lässt sich auch beim Menschen durch Benutzung kalter Bäder die Temperatur energisch herabsetzen. In einem Versuch von Currie betrug nach einem Bade in Wasser von 4,5° der Temperaturabfall 6°, und L. Fleury erreichte im Minimum 34 und 29°. Sitzbäder von gewöhnlicher Dauer vermindern die Rectaltemperatur. um ca. 2°.

Nicht allein das Vollbad bedingt bei fortgesetzter Anwendung das Aufhören der vitalen Functionen, es sterben auch die Thiere in nur wenig längerer Zeit, wenn sie nur zur Hälfte eingetaucht werden. Ein Hund von 4,1 *kg* bis zur halben Höhe des Thorax in Wasser von 15° befindlich, zeigte ein Absinken seiner Körpertemperatur von ca. 2° pro Stunde. Nach $6^1/_2$ stündlichem Verweilen im Wasser war seine Temperatur auf 25° gefallen; er vermochte sich nicht mehr aufrecht zu erhalten. Zum Laufen animirt, taumelte er von einer Seite auf die andere und starb 30 Minuten nach dem Herausheben aus dem Bade. Eine Katze von 2,2 *kg* verendete in einem Halbbade von derselben Temperatur nach $1^1/_4$ Stunde, nachdem die Körpertemperatur um 20,2° gesunken war; ein Huhn nach 1 Stunde, wobei die Abnahme der Körpertemperatur 11,5° betrug.

Man ersieht aus den vorerwähnten Thatsachen, dass die Erkaltung des Körpers im Wasser mit grosser Geschwindigkeit vorschreitet und sehr bald auf einen Zustand hinführt, welcher mit dem Leben unvereinbar ist. Diese Lebensgrenze liegt verschieden hoch. Nachdem die Innentemperatur 25° erreicht hat, kann das Thier sterben; es kann aber auch das Sinken bis 20 und 18°, selbst bis zu 12 und 10° vorschreiten, bevor der Tod erfolgt.

Als Todesursache abgekühlter Thiere ist im Allgemeinen

Erstickung anzunehmen. Leitet man im Stadium der Agonie künstliche Respiration ein (Horvath), so bleibt das Leben des Thieres gesichert und eine weitere Temperaturverminderung möglich, ohne das Versuchsthier zu tödten. Welchen Grad der Abkühlung unter diesen Bedingungen die Warmblüter auszuhalten vermögen, ohne dabei unbedingt getödtet zu werden, ist nicht sicher anzugeben. Richet und Rondeau erhielten ein rasirtes Kaninchen, welches mit Zinnröhren umwickelt war, in denen Salzwasser von — 7° circulirte, bei 14,2° Korpertemperatur unter Anwendung künstlicher Respiration $^1/_2$ Stunde am Leben. Mit 25° schwächten sich die Respirationsbewegungen ab. Unter 17° hören willkürliche Bewegungen auf. Sehr langsame Reflexbewegungen wurden noch bei 13,8° beobachtet. Jedenfalls variirt die äusserste Lebensgrenze für verschiedene Species der Warmblüter und für verschiedene Individuen einer und derselben Species. Mangili hat Igel mit gefrorenen Extremitäten und anscheinend leblos sich wieder erholen sehen. Richet vermochte seine Thiere noch $^1/_2$ Stunde nach dem Stillstand des Herzens durch Erwärmung wieder aus dem Scheintod zu erwecken. Bekannt ist auch die Thatsache, dass erfrorene Organe wieder functionsfähig werden und nach Ablauf entzündlicher Erscheinungen normale Eigenschaften wieder erlangen können, so z. B. die Ohren der Kaninchen, die Kämme der Hähne, beim Menschen Ohren, Nase, Finger, Zehen etc. Bei Kaltblütern und Pflanzen kommen die vitalen Functionen erst bei wenigen Graden unter Null zum Stillstand, ohne dass die Lebensfähigkeit aufhört. Ueber diesen Punkt liegen zahlreiche Beobachtungen, besonders älterer Autoren vor. Weil Steigerung der Temperatur das Leben scheintodter Organismen zurückzurufen vermag, schliesst Pflüger, dass alle zur Bildung von CO_2 und H_2O führende Metamorphose der lebendigen Materie in das Gebiet der Dissociationsprocesse gehört. Der unterhalb der Dissociationstemperatur zu beobachtende Lebensstillstand ist noch nicht Tod der belebten Materie. — Eine zweite, nicht seltene Todesursache bei Warmblütern liegt in der von verschiedenen Beobachtern (Colin, Horvath) constatirten Gerinnung des Blutes intra vitam, eine Thatsache, welche in bemerkbarem Gegesatz zu der die Gerinnung verzögernden Einwirkung der Kälte steht, soweit es sich um Blut handelt, welches in abgekühlten Gefässen in kalter Umgebung aufgefangen wird. Eigenthümlicherweise findet sich das Blut bei erfrorenen Winterschläfern niemals geronnen. Während der Abkühlung der Thiere sinkt gewöhnlich der Blutdruck der Arterien allmälig auf 0, in welchem Zustande das Herz sich langsam, aber noch längere Zeit hindurch energisch contrahirt (bei 23° wurden 80, bei 17° nur bis 12 Pulse gezählt); mitunter findet ein plötzlicher Abfall des Blutdrucks statt von beträchtlicher Höhe auf 0, ein Symptom, welches den Tod des Thieres durch Gerinnung des Blutes in seinen Gefässen documentirt. Zu einer Zeit, wo der Druck in den Arterien des allmälig abgekühlten Thieres bereits auf 0 gesunken ist und das Herz längere Zeit still steht (über 5 Minuten) ist der Druck in den Venen noch

genügend gross, um das Blut aus der angestochenen Vene über 10 *cm* (nicht ganz 8 *mm* Quecksilber entsprechend) in die Höhe zu treiben. Die Verlangsamung des Herzschlages braucht man nicht auf eine centrale Vagusreizung zu beziehen; das Herz besitzt in sich selbst die Fähigkeit, durch Temperaturänderung des Durchströmungsblutes auf Kältereiz hin mit Verlangsamung, nach Anwärmen des Blutes mit Beschleunigung der Contraction zu reagiren, wie ein Versuch am isolirten Herzen eines jungen Hundes lehrte. Die Urinentleerung ist wegen der früh eintretenden Paralyse der glatten Muskelfasern der Blase aufgehoben. Die electrische Reizung des Gehirns, welche anfangs eine sehr energische Wirkung auf die Thiere ausübt, verliert ihren Effect in dem Masse, als die Abkühlung vorschreitet. Bezüglich des Sauerstoff-Verbrauchs verhalten sich abgekühlte Thiere ähnlich wie Winterschläfer oder wie Kaltblüter. H. Schulz fand bei einem curarisirten, auf 25° abgekühlten Kaninchen ca. 80 *ccm* CO_2-Production pro Kilo und Stunde, was einem O-Verbrauch von 100 *ccm* entsprechen würde, wenig verschieden von der Energie der Oxydation beim Frosch.

Es könnte auffällig erscheinen, dass gewisse Warmblüter den Aufenthalt im Meere, selbst in den kältesten Regionen, deren Oberfläche auch in den Sommermonaten selten 5—7° übersteigt auf die Dauer zu ertragen vermögen. Diese Fähigkeit wird aber ohne weiteres verständlich, wenn man den Schutz vor Abkühlung berücksichtigt, welchen die enorme Fettschicht der Subcutis den Walen, Walrossen, Seehunden etc. gewährt, ein Vorzug, dessen sich keins der auf den Lande lebenden Thiere in gleichem Masse erfreut.

Nicht minder fällt im ersten Augenblick das Factum auf, dass manche Landbewohner bei Kältegraden zu existiren vermögen, welche beinahe die Gefriertemperatur des Quecksilbers erreichen. So fand Parry z. B. im Rectum eines in Polarregionen getödteten Wolfes 39 bis 40° Temperatur bei einer Kälte von — 32°, und Back unter gleichen Witterungsverhältnissen (— 32 bis — 35°) bei Schneehühnern 43°. Es ist aber Folgendes zu bedenken.

b) In trockener kalter Luft vermag das Haar oder Federkleid im Verein mit vasomotorischen Einflüssen in hohem Maasse der Abkühlung vorzubeugen, und falls eine solche erfolgt, wird dieselbe durch Steigerung der Production ausgeglichen.

Colin hielt bei einer Temperatur zwischen — 10° und — 16° Kaninchen in Drahtkäfigen resp. auf schneebedecktem Boden 24 Stunden hindurch im Freien und mass bei dem einen an der Lende 36,4°, bei einem zweiten auf dem Rücken 35,5°, bei einem dritten in der Flanke 36,5°, in der Kniefalte bei sämmtlichen im Durchschnitt 37—37,5°, im Grunde der Ohrmuschel 29—30°. Eins davon kampirte 5 Tage unter freiem Himmel in beständig zusammengekauerter Stellung mit unter den Leib gezogenen Extremitäten und dem Rücken angeschmiegten Ohren, ohne sichtbares Zittern. Seine anfangs 39° betragende Rectaltemperatur sank im Laufe der einzelnen Tage nur unbedeutend, (Tages-

mittel: 38,4—38,6—38,4—38,2°) worauf am sechsten Tage, nachdem das Thier wieder in den Stall gebracht worden war, die Temperatur in der Achselhöhle sich auf 40,5° erhob, ohne dass sonst bemerkbare Krankheitserscheinungen eingetreten wären. Selbst noch kleinere Thiere vermögen der Kälte erfolgreich zu widerstehen; bei einer weissen Ratte war nach 4tägigem Verweilen im Freien bei — 5° bis — 7° die Körpertemperatur von 39,5° auf 38° herabgegangen; die Ohren waren erfroren, aber sonstige Folgen nicht zu verzeichnen. Dass grössere Thiere in noch geringerem Maasse auf Kälte reagiren, kann nach diesen Erfahrungen nicht befremden. Ein kräftiger, kurzhaariger Hund, von ca. 24 *kg*, zeigte nach 24stündigem Verweilen, bei gleicher Kälte, eine nur 0,9° niedrigere Mastdarmtemperatur als vor dem Versuch, hatte aber $^1/_{12}$ seines Körpergewichts verloren.

Individuelle Unterschiede in der Widerstandsfähigkeit scheinen indess vorzukommen. Colin sperrte eine Nacht hindurch ein Kaninchen und ein Meerschweinchen in einem gemeinschaftlichen Drahtkäfig aus und fand am nächsten Morgen das Meerschweinchen todt vor, total gefroren (im Magen und Herzen Eis); das Kaninchen war vollständig munter geblieben. Weitergehende Schlüsse sind aus dieser vereinzelten Thatsache jedoch nicht zu ziehen, denn die Meerschweinchen vermögen ebenfalls ihre Wärme recht gut zu reguliren. Nach Finkler findet man nach mehrstündigem Aufenthalt in einem Eisschrank ihre Körpertemperatur noch ebenso hoch, oft noch um einige Zehntel Grade höher als vorher im warmen Zimmer. Meerschweinchen, welche bis zu 17 und 18 pCt. ihres Körpergewichts verloren hatten, bewahrten im kalten Raume ebenfalls ihre normale Eigenwärme und zwar durch Steigerung der Oxydation, entsprechend der vermehrten Wärmeabgabe.

c) Ein Aufenthalt unter dem Schnee oder zwischen Eiswänden zieht, vorausgesetzt, dass die Möglichkeit zu athmen nicht durch den Druck der belastenden Massen genommen ist, keine anderen Consequenzen nach sich als jener in freier Luft. Junge Thiere in gleichem Alter reagiren je nach der Thiergattung verschieden. Ein drei Wochen alter Hund erkaltete, 6 Stunden unter Schnee gehalten, nur um 2,8°, während 14 Tage bis 3 Wochen alte bereits behaarte Kaninchen und Meerschweinchen, gleichviel ob im Freien oder vom Schnee bedeckt, nach 1—3stündiger Versuchsdauer sterben, nachdem die Körpertemperatur grade wie bei erwachsenen im kalten Bade sich bis auf 20—18° vermindert hat.

Zweifellos haben wir der im Bade stattfindenden Benetzung der Haut die rapide Abkühlung zuzuschreiben, gegen welche Thiere mit trockenen Haaren mit bestem Erfolg anzukämpfen in der Lage sind. Hat das umgebende Wasser die Haut erreicht, dann bleibt auch eine noch so energische Mehrproduction von Wärme der vermehrten Abgabe gegenüber weit zurück, wie dies auch nicht anders sein kann, wenn man berücksichtigt, dass die Wärmeleitungsfähigkeit des Wassers eine ca. 180mal bessere ist als die der Luft (111mal schlechter als die

des Kupfers) und dass durch Convection die abkühlenden Schichten beständig erneuert werden.

5. **Mechanik der Regulation.** Wenn eine Thatsache besonderer Erklärung bedarf, so ist es die, dass innerhalb der angegebenen Grenzen die chemischen Vorgänge im Körper der höheren Thiere (Säuger und Vögel) um so energischer ablaufen, je niedriger temperirt das umgebende Medium ist und umgekehrt (cf. S. 121).

Es handelt sich hier um eine Abweichung von dem Grundgesetz, Zuwachs an thermischer Energie beschleunigt, Abnahme derselben verringert die Intensität der chemischen Processe.

Zur Erklärung dieses Paradoxons lassen sich die in bestimmter Weise verketteten Functionen des Nervenapparates, die Reflexe, heranziehen, wie wir sie auch bei anderen, der Regulation des Wärmeverlustes dienenden Vorrichtungen geschaffen sehen, um die Blutfülle der Haut, die Thätigkeit der Schweissdrüsen zu modificiren; diesen Reflexen, welche die Production beeinflussen, haftet aber noch etwas besonderes an, was jenen abgeht, es ist die Verknüpfung mit dem Grosshirn. Hier wie dort haben wir einen ununterbrochenen Reflexbogen, welcher in dem einen Falle von der Haut bis zum Rückenmark resp. dem verlängerten Mark reicht, einerseits mit seinem absteigenden Theil wiederum der Haut resp. deren Gefässen und Drüsen eingepflanzt ist, andererseits, soweit die Regulation durch Production in Betracht kommt, die Basalganglien des Grosshirns erreicht, um von dort sich an die Musculatur zu begeben.

a) Thermogenetische Centren im Grosshirn. Dass die graue Substanz des Grosshirns bei der Wärmeregulation betheiligt sein müsse, legten bereits von Brodie 1811 angestellte Abtragungsversuche nahe, aber lange Zeit blieb man im Unklaren über die genauere Localisation der »thermogenetischen« oder »calorigenen« Centren, nicht zum mindesten deshalb, weil die verschiedenen Durchschneidungs- und Reizversuche am Hirnstamm mit Krämpfen, Circulations- und Respirationsstörungen verbunden waren, Nebenerfolge, welche die Versuchsresultate in der überwiegenden Mehrzahl der Fälle nur zu sehr zu verdunkeln geeignet waren.

Auch die Hirnrinde, welche verschiedentlich auf ihre wärmeerzeugenden Eigenschaften hin geprüft wurde (Eulenburg und Landois, Küssner, H. Rosenthal) erwies sich nicht als Sitz der betreffenden Centren.

Dem Amerikaner J. Ott gebührt das Verdienst, 1884 gezeigt zu haben, dass Läsion der Corpora striata in jedem Fall eine Zunahme der Körpertemperatur um 7° F. (3,89° C.) verursache*). Unabhängig von diesem begannen in demselben Jahr Aronsohn und Sachs auf Anrathen von Jacobson ihre Untersuchungen in derselben Richtung und combinirten die Reizversuche mit Durchschneidung resp. Intoxication durch Vermittelung putrider Substanzen.

---

*) Ott nimmt ausserdem auch corticale Centren an, von denen das eine in der Gegend des Sulcus cruciatus, das andere in der Umgebung der Fossa Sylvii gelegen sein soll.

Trepanirt man bei Kaninchen, Hunden oder Meerschweinchen an der Vereinigung der Sutura sagittalis und coronalis so, dass die Zacken des Trepans eben gerade über diese Suturen als mediale und caudale Begrenzung zu stehen kommen, und sticht man nach Spaltung der Dura 1 *mm* seitlich vom Sinus longitudinalis eine Nadel durch die Rinde- und Stabkranzschichten in das Corpus striatum oder dessen medialen Rand bis auf die Basis cranii, so steigt auch bei niedriger Umgebungstemperatur die Korperwärme schon wenige Stunden nach der Operation um 2—3° und erhält sich auf dieser Höhe mehrere Tage lang. Jedesmal findet dabei eine erhebliche Steigerung des Eiweisszerfalles statt, wodurch die N-Ausscheidung im Harn bis zu 25 pCt. vermehrt wird.

Injicirt man putride Substanzen in das Blut gesunder Thiere, so findet zuerst eine Abnahme der Zahl der Herzschläge und der Respirationsfrequenz statt mit consecutivem Ansteigen Nach $1^1/_2$—2 Stunden beobachtet man ein allgemeines Muskelzittern. Die Rectumtemperatur, welche anfangs um einige Zehntelgrade gesunken war, ist nach $1^1/_2$ Stunden um 1,2° gestiegen. Nach Durchschneidung des Hirnstammes hinter dem Corpus striatum quer durch die Thalami optici oder vor dem Pons stellen sich bei nunmehr erfolgender putrider Intoxication alle vorerwähnten Symptome ein, bis auf die Temperatursteigerung. Im Gegentheil fallt die Temperatur im Rectum gerade so wie bei nicht inficirten Thieren bis auf 27° innerhalb 9 Stunden, an der Haut bis auf 25°. Auf die Curve, welche den Temperaturabfall bei den operirten Thieren lieferte, blieb Antipyrin ohne jeden Einfluss. Girard, welcher mit Aronsohn und Sachs anfänglich darin übereinstimmte, dass wesentlich der mediale Theil des Corpus striatum und die darunter gelegenen Partieen thermogenetische Eigenschaften beässsen, neigt sich, wie aus den letzten Mittheilungen (1889) hervorgeht, der Ansicht zu, dass eine viel grössere Anzahl von Punkten an der Hirnbasis zur Wärmeregulirung in Beziehung stehen; sie lassen sich bis nach den Thalamis opticis hin verfolgen. Ott beschränkt sich auf die Annahme von 4 basalen Centren, von denen er eins in den Nucleus caudatus, das zweite in die graue Masse unterhalb des Corpus striatum, das dritte in den Thalamus opticus und das vierte (Centrum thermo-polypnoicum) in die graue Substanz des vorderen Theiles des dritten Ventrikels verlegt. Letzteres ist ein Reflexcentrum von dem aus bei gesteigerter Korpertemperatur die Ursprungsstellen der vasomotorischen, der respiratorischen und der Schweisssecretionsnerven gereitzt werden, wodurch eine vermehrte Wärmeabgabe bewirkt wird.

Beim Menschen muss eine ähnliche Lage der Wärmecentren angenommen werden. Guicciardi und Petrazzini beobachteten bei rechtsseitiger Hemiplegie auf der gelähmten Seite zuerst Hyperämie der Haut und Hyperthermie, später nur letzteres ohne Gefässerweiterung. Die Section ergab als einzige Verletzung eine kleine hämorrhagische Cyste in der Substanz des linken Nucleus caudatus.

Weitere Aufschlüsse gaben die mannigfach variirten Durchschneidungsversuche von J. Sawadowski und Botkin, combinirt mit Anwendung des Antipyrins und fiebererzeugenden Substanzen.

Fand eine Durchschneidung der Hirnmasse vor den Corpora striata statt, so gestalteten sich die Verhältnisse nach Injection von septischen Substanzen und Antipyrin wie bei Thieren ohne Verletzung, d. h. es trat fieberhafte Temperatursteigerung ein, welche durch das Antipyrin beseitigt wurde. Bei Durchschneidung caudalwärts, von der Medulla, und zwar vom Atlas bis zum 1. Brustwirbel, stellte sich heraus, dass, nach Trennungen vom Zwischenraum des 3. und 4. Halswirbels abwärts, Antipyrin ebenfalls seine Wirkung zu entfalten im Stande war, wenngleich in geringerem Grade als unter den soeben angegebenen Bedingungen oder unter normalen Verhältnissen; nach Durchschneidung vom dritten und vierten Intervertebralraum aufwärts übte das Antipyrin keinen Einfluss mehr auf die Körpertemperatur aus.

Eine mit Zerstörung verbundene Verletzung des vorderen Abschnittes der Corpora striata bei Integrität der hinteren Abtheilung setzte besonders bemerkenswerthe Verhältnisse. Nach Injection putrider Substanzen konnte nunmehr wohl eine Verminderung der inneren Körpertemperatur nachgewiesen werden, ein Eiufluss auf die Hauttemperatur dagegen nicht.

Es sprechen diese Thatsachen für eine zweifache Thätigkeit der thermogenetischen Centren: Der vordere Abschnitt der Corpora striata enthält vermuthlich Ganglienzellencomplexe, welche mit den vasomotorischen Nerven der Hautgefässe in Verbindung stehen. Die Einwirkung des Antipyrins auf diesen Theil des Wärmecentrums bewirkt Steigerung der Wärmeabgabe von der Haut aus. In dem hinteren Abschnitt würden wir einen Wärme producirenden trophischen Theil des thermischen Centrums vor uns haben, welchen Antipyrin hemmend*) beeinflusst; für diese Hypothese liefert das Sinken der Rectaltemperatur auch bei Verhinderung der Wärmeabgabe von der Haut aus genügende Anhaltspunkte.

Wie Zuntz und R. Gottlieb hervorheben, bleibt nach einer zu umfangreichen Zerstörung der thermischen Centren eine Temperatursteigerung häufig aus, ein Umstand, welcher die zum Theil negativen Versuchsresultate von U. Mosso erklärt. Dass oberhalb des Rückenmarks Apparate vorhanden sind, welche auf centrale oder periphere Reize durch Beeinflussung der Wärmeabgabe und Wärmeproduction reagiren, ist als erwiesen zu betrachten.

Ein für die Thermogenese nicht unwichtiger Umstand mag hier noch Erwähnung finden. Cocain erhöht die Körpertemperatur und zwar, wie Mosso fand, auch nach Durchschneidung des Halsmarkes. Mosso schliesst aus diesem Versuch auf die Existenz thermischer Centren im Rückenmark.

Gerade umgekehrt wie die Antifebrilia, deren Einwirkung auf die Wärmecentren in Verminderung der Production und Erhöhung der Abgabe bestehen, führt das Tetrahydro-β-Naphtylamin, in noch höherem Grade das alicyclische Tetrahydrodimethyl-β-Naphtylamin in Quantitäten von 0,05 *g* p. KK Kaninchen zu einer Temperatursteigerung um 4° unter sichtbarer Contraction der Ohrgefässe. Wie calorimetrische Versuche von R. Stern erkennen lassen, wird bei gleichzeitig gesteigerter Wärmeproduction die Wärmeabgabe vermindert.

Curare hebt den regulirenden Einfluss der Centralorgane völlig auf. Kaninchen, welche mit Quantitäten vergiftet waren, welche eben nur Muskellähmung, keine Circulationsstörung zur Folge hatten, wurden von Pflüger in das Wasserbad versenkt und zeigten unter Verhältnissen, welche sonst eine Mehrproduction von Wärme und CO_2 nach sich zogen, keine Regulation der Körpertemperatur, sondern ein, der Verminderung der Umgebungstemperatur proportionales Absinken der Eigenwärme und der CO_2 (gemessen am O-Verbrauch). Eine Verminderung der Gewebsoxydation unter Einfluss des Curare kann ausgeschlossen werden, da künstliche Durchleitung mit Curare versetzten Blutes durch Glieder eines getödteten Thieres keine geringeren Oxydationswerthe ergab, als mit unvergiftetem Blut.

In den vorliegenden Versuchsbedingungen handelte es sich so zu sagen um directe centrale Wirkungen der zur Prüfung benutzten Substanzen, wobei die Lähmung resp. die Erregung sowohl des trophischen

---

*) Die Annahme einer Lähmung der erwähnten Centralorgane erhält eine weitere Stütze durch die von zahlreichen Beobachtern verbürgte sedative Wirkung bei Neuralgien und und bei hinreichend grossen Dosen zu constatirende Verminderung der Reflexerregbarkeit.

Theils als des vasomotorischen Centrums des Grosshirns für die Hautgefässe gleichmässig betroffen werden.

b) Wirken hingegen thermische Reize auf die Endigungen der specifischen Temperatursinnesnerven der Haut, welche nach A. Goldscheider an der Grenze der Cutis nach der Epidermis hin zu suchen sind, dann liegt die Möglichkeit vor, dass die einzelnen Abtheilungen der Centralstationen im Hirn nicht gleichmässig betroffen werden.

Es würde nicht schwer halten, eine Hypothese zu ersinnen, welche den Zusammenhang zwischen abundanter Ernährung und überwiegender Regulation durch die Hautgefässe einerseits, andererseits zwischen Hungerzustand und Regulation durch Aenderung der Production plausibel macht, doch kommt es hierauf weniger an als auf Erklärung der Steigerung der Wärmeproduction durch Kälte.

Pflüger sucht diese Schwierigkeit durch folgenden Vergleich zu eliminiren. Ebenso wie Licht und Wärme lebendige Kräfte derselben Ordnung sind, ebenso lassen sich Seh- und Temperaturnerven als phylogenetisch analoge Sinnesnerven betrachten. Lichtmangel bedingt Ruhe der Sehnerven, und bei Wärmemangel = Kälte müsste man Ruhe der Temperatursinnesnerven voraussetzen. Da der Analogie nach für Schwarz und Kalt Ruhe der Nerven anzunehmen ist, so kann die Erregung nur im Gehirn im betreffenden Centralorgane ihren Sitz haben. Obgleich dem centralen Gesichts- und Temperatursinne keine Erregungen durch ihre Nerven zugeführt werden, sind sie dennoch in heftiger continuirlicher »automatischer« Erregung, indem die Körperwärme ihre Substanz zersetzt. So lange die dementsprechenden Schwingungen in dem Centralorgane stattfinden, entsteht das Gefühl des Schwarz und der Kälte. Wenn das Kältegefühl auf einem bestimmten Erregungszustand des Temperatursinnes beruht, so kann man sich weiter vorstellen, dass diese Erregung durch Irradiation sich weiter ausbreite und die Centralorgane der motorischen Innervation in Mitthätigkeit versetze. Mit anderen Worten: Das Gefühl der Kälte steigert die Innervation der Muskeln, ihren »chemischen Tonus«. Um nun bei der vorausgesetzten Einheitlichkeit der leitenden Temperatursinnesnerven zu erklären, wie in Gemässheit der Steigerung der Aussentemperatur und zunehmender Erregung der Nerven Wärmegefühl mit Abnahme des chemischen Tonus resp. nach Temperaturabnahme Kältegefühl und Erhöhung des Tonus eintreten können, nimmt Pflüger ferner an, dass das Centralorgan des Temperatursinnes zwei Substanzen enthalte, als Substrate zweier verschiedener specifischen Energieen: Die Erregung der einen dieser Substanzen offenbart sich dem Bewusstsein als Wärmegefühl, die Erregung der anderen als Kältegefühl. Beide Substanzen stehen in Leitungsbeziehungen zu einander, denen zufolge die Erregung der einen Substanz abnimmt, wenn die der anderen steigt und umgekehrt. Das würde bedeuten, das Substrat der Wärmeempfindung, welches also das wahre Centralorgan der Temperaturnerven wäre, wirke hemmend auf

das Substrat der Kälteempfindung und den von diesem irradiirenden Tonus; das Kältesubstrat stande demnach in keiner unmittelbaren Beziehung zu den Temperaturnerven. Eine Voraussetzung dieser Hypothese, die einheitliche Leitung für Wärme- und Kältegefühl ist durch A. Goldscheider's Untersuchungen und an Kranken gemachte Beobachtungen hinfällig geworden. F. Ziehl theilt in der deutschen medicinischen Wochenschrift (1889) einen Fall mit, wo im Bereich eines erkrankten Nerven sämmtliche Gefühlsqualitäten, auch die Wärmeempfindung erloschen waren, wahrend die Empfindung für Kalte erhalten blieb. Ueber die Dualität des Temperatursinnes kann also kein Zweifel mehr bestehen. Die Pflüger'sche Hypothese bedarf deshalb einer sich von selbst ergebenden Modification. — Das Vorhandensein eines automatischen, durch Kälte erregbaren Centrum (ob indirect durch Fortfall einer Hemmung erregbar oder direct durch Kältenerven ändert an der Sache nichts), welches der Warmeproduction vorsteht und zwar durch Einwirkung auf die Oxydationsprocesse der Musculatur, wird nicht nur durch die Thatsache gesteigerter Wärmeproduction ruhender Thiere im Eiskasten, die Ergebnisse der vivisectorischen Eingriffe am Hirn, sondern auch durch die Ergebnisse der Muskeluntersuchung an Thieren bewiesen, denen das Halsmark durchtrennt war. R. Böhm und F. A. Hoffmann erhielten die operirten Thiere (Katzen) nach Durchschneidung des Mark durch Einwickeln in Watte und 12 Stunden währenden Aufenthalt in der Nähe des Ofens auf ihrer ursprünglichen Körperwärme. Wenngleich nun diese Thiere lange Zeit in der für die Verbrennung gunstigsten Temperatur verharrten, so fand sich bei ihnen post mortem ein mindestens eben so hoher Glycogengehalt, als in der Norm. Es wurde pro Kilo Katze 3,4—5,3 *g* Glycogen nachgewiesen (Leber glycogenfrei, Glycogengehalt der Muskeln 0,4 pCt. ihres Gesammtgewichts) während der normale Bestand 1,5—8,3 *g* p. KK. beträgt (Muskelglycogen 0,25 pCt.). In wie hohem Grade unter Einfluss der gesteigerten Innervation der Zerfall spannkraftführenden Materials zunimmt, ohne dass Muskelcontractionen hierbei ausgelöst würden, geht aus den früher mitgetheilten Daten (S. 112) hervor; die gesteigerte O-Consumption und CO_2-Production ist gradezu der Ausdruck des in seiner Wirkungsweise nunmehr klargelegten chemischen Tonus. Dass umgekehrt unter Einwirkung erhöhter Wärme ein geringerer respiratorischer Gasaustausch stattfindet — der chemische Tonus verringert ist — das war schon W. Edwards bekannt, welcher constatirte, dass im Sommer die Thiere an einem bestimmten Volumen Sauerstoff länger zehren als im Winter. Exactere Beweise in dieser Beziehung lieferte bekanntlich Finkler, welche noch durch eine Beobachtung M. Glogners vervollständigt werden können. Derselbe constatirte bei Europäern, die sich in den Tropen acclimatisirt hatten, eine durchschnittlich geringere N-Abgabe (0,101 *g* pro Kilogramm) als bei Neulingen (0,143 *g* pro Kilogramm) unter gleicher Diät.

Man könnte den Einwand erheben, Störungen in der Respiration

oder Aenderungen der Stromgeschwindigkeit des Blutes hätten einen nicht unwesentlichen Antheil an der verringerten Wärmebildung nach den Durchschneidungsversuchen. Dementgegen ist zu bemerken, dass nach den Ermittelungen von Pflüger und von Finkler und Oertmann die Athemmechanik als solche keinen nennenswerthen Einfluss auf den Stoffwechsel ausübt; auch ist der O-Verbrauch nach D. Finkler bei einer Verminderung bis zur Hälfte des normalen Werthes absolut unabhängig von der Strömungsgeschwindigkeit des Blutes; selbst Verlust des Blutes bis zu einem Drittel der gesammten vorhandenen Menge hat gar keine Verminderung des O-Verbrauchs und ebensowenig der CO_2-Bildung, wenigstens im Laufe der nächsten, auf den Versuch folgenden Stunden zur Folge.

Bei der Regulation der Wärmeabgabe kommt die Circulationsgeschwindigkeit und die Weite der Blutgefässe in einem nicht zu unterschätzenden Grade in Betracht.

c) Das vasomotorische Nervensystem. Durch die Fähigkeit der Haut, ihren Blutgehalt durch Erweiterung oder Verengerung der in ihr verlaufenden Gefässe zu ändern oder die in der Zeiteinheit die Haut passirende Blutmenge zu variiren, werden Bedingungen geschaffen, aus denen man früher den Regulationsmechanismus, vielfach unter Negation jeglicher regulatorischen Wärmebildung seitens der nervösen Centralorgane herzuleiten unternahm.

Am weitesten geht wohl in dieser Beziehung Cl. Bernard, welcher rundweg behauptet, es gebe kein specifisches Organ mit der Function der Wärmeproduction, ebensowenig als es ein specifisches Organ gebe, welches mit der Function der Ernährung betraut sei. Er wendet sich hiermit hauptsächlich gegen Brodie, welcher die Ursache der Wärmebildung ausschliesslich der Wirkung des Nervensystems zuschrieb, das mit Hülfe der Lebenskraft die Wärme hervorbringen sollte und stellt seinerseits das Axiom auf, die Vasoconstrictoren beschränken die Wärmeerzeugung (Sympathicusreizung erzeuge Kälte »Nerf frigorifique«), die Vasodilatatoren vermehren die Wärmeproduction. Diese Anschauung wurde sehr bald durch Kussmaul und Tenner, Jacobsen und Landre, Schiff u. A. widerlegt und allgemein vindicirt man den aus Centren des Hirns der Medulla oblongata und spinalis in sympathische Bahnen übertretenden Vasomotoren, wie früher schon berührt wurde, einen regulatorischen Einfluss, derart, dass Gefässverengung und Circulationshemmung in der Haut die Wärmeabgabe beschränkt, Gefässerweiterung und Circulationsbeschleunigung begünstigt.

Der Mechanismus des Gefässtonus und der Variation der Stromgeschwindigkeit in seiner Abhängigkeit von der Gefässspannung und vom Blutdruck, ist wegen der ausserordentlich vielseitigen Beziehungen der sympathischen Bahnen zu der Peripherie, dem Centrum und der Einzelorgane unter sich viel complicirter als bei den gewöhnlichen Reflexbahnen und es wurde weit in das Gebiet der speciellen Nervenphysiologie hinüberzugreifen nothwendig sein, wenn eine einigermassen

umfassende Schilderung dieser Verhältnisse gegeben werden sollte. Wir begnügen uns deshalb mit der Betrachtung eines der hervorragendsten Factoren in der Regelung der gegenseitigen Abhängigkeit der Stromgebiete des Körpers, nämlich des Nervus depressor cordis und der sozusagen antagonistisch wirkenden sensiblen Nerven der Haut.

Der erstgenannte, im Jahre 1868 von E. Cyon entdeckte Nerv besteht aus Fasern, welche ihren Ursprung im Herzen nehmen, aus demselben ander hintern Fläche in der Gegend zwischen A. pulmonalis und Aorta in zwei dicht nebeneinander gelegenen Fäden heraustreten und nachdem sie sich an der Bildung des Plexus cardiacus betheiligt haben, sich jederseits wieder zu einem gemeinsamen Strang vereinigen. Der letztere verläuft, nachdem er vom untern Halsganglion des Sympathicus einen feinen Zweig erhalten hat, längs der Carotis parallel dem Halsstrang des Sympathicus, mit welchem er an seinem innern Rande lose verbunden ist. Er theilt sich bald in zwei Aeste, von denen einer zum N. laryngeus superior, der andere zum Vagus sich begiebt, um mit den genannten Nerven in der Medulla oblongata zu enden. Reizt man nach Durchschneidung des Stämmchens das periphere Schnittende, so macht sich keine Reaction bemerklich; bringt man dagegen den elektrischen Reiz am centralen Ende an, so sinkt der Blutdruck im arteriellen Gefässgebiet unter Umständen so stark wie nach Durchschneidung des Halsmarkes*). Die Blutdruckverminderung erfolgt reflectorisch durch Lähmung des vasotomorischen Centrums, in welchem die Vasoconstrictoren des Sympathicus ihre Sammelstelle haben und zwar speciell desjenigen Theils, von welchem die Constrictoren des Splanchnicus major und minor ihren Ursprung nehmen, wie aus Untersuchungen von Dastre und Morat zu schliessen ist. Dieselben fanden bei ihren Studien über die Einwirkung asphyktischen Blutes auf den Nervenapparat des Circulationssystems (1884), dass zwischen Gefässnerven der Haut und denen des Abdomens ein absoluter Antagonismus bestehe, wobei der N. depressor ebenfalls eine gewisse Rolle spielt. Das eine der streng geschiedenen Gefässgebiete umfasst Haut und Muskeln, das andere die Eingeweide, sowohl Darm wie Milz, Niere und Uterus und wahrscheinlich auch Leber. Reize, die in den Organen des einen Gebietes eine Erweiterung hervorrufen, bewirken immer reflectorisch-automatisch eine Verengung der Gefässe in dem andern. Am deutlichsten trat diese Wechselwirkung bei der Erstickung hervor, mit welcher sich die Wärmewirkung. besonders wenn sie zur Dispnoe führt, in mancher Hinsicht vergleichen lässt. Der Einfluss auf die Hautgefässe wurde am Ohre weisser Kaninchen in verdünnter, aber stets sich erneuernder Luft geprüft. Bei Verdünnung auf 420—400 *mm* Quecksilber erweitern sich plötzlich die Arterien. Dieselbe Wirkung übt directe Erstickung ebenfalls aus. Die

*) Die in Folge des verminderten Blutdrucks abnehmende Frequenz der Herzcontraction — ein Effect, welchem der Nerv seinen Namen verdankt — kommt hier nicht weiter in Frage.

Erweiterung der Gefässe, welche auch an der Lippen- und Wangenschleimhaut hungernder Hunde unter ähnlichen Bedingungen beobachtet wurde ist ein activer Vorgang und nicht durch Paralyse bedingt, denn sie bleibt aus, wenn der Halssympathicus, in welchem auch Dilatatoren verlaufen, vorher durchschnitten ist. Die Gefasse des Darms und der übrigen Baucheingeweide dagegen zeigen umgekehrt Gefässconstriction, wie schon Zuntz gefunden hat. Waren die Versuchsthiere kurz vor Beginn des Versuchs gefüttert worden, so dass Magen und Darm sich in voller Thätigkeit befanden, so blieb bemerkenswertherweise die Erweiterung der Hautgefässe aus, ein deutlicher Beweis für den starken Antagonismus der betreffenden Gefässterritorien. Aehnlich wie Athmungssuspension wirkt nach Heidenhain Reizung der sensiblen Nerven der Haut. Ausnahmslos tritt unter Zunahme des arteriellen Blutdrucks und der Circulationsgeschwindigkeit Temperaturzunahme der peripheren Theile ein, z. B. der Interdigitalmembran der Zehen an der gereizten und auch an der entgegengesetzten Seite mit Steigerung der Wärmeabgabe. Die Hautgefasse sind dabei erweitert; Cl. Bernard faradisirte das centrale Schnittende des N. auricularis beim Kaninchen, was lebhaften Schmerz hervorrief und ein Sinken der Temperatur des Ohres um 2,5° bedingte. Allein trotzdem wurde das Ohr während der Einwirkung des Inductionsstroms nicht blass, sondern erschien im Gegentheil vascularisirt. Die Innentemperatur sinkt in jedem Falle, ausgenommen bei fieberhaft erkrankten Thieren. Die entgegengesetzte Wirkung, d. h. Erweiterung der Bauchgefässe und Verengerung in den Gefässgebieten der Haut stellte sich ein, wenn der N. depressor gereizt wurde. Es muss also eine in der Medulla oder weiter nach den Hemisphären zu gelegene Stelle geben, von welcher die beiden Gefassgebiete gemeinsam, aber im entgegengesetzten Sinne beeinflusst werden können. Von welchem Einfluss dieser Umstand auf die Warmeokonomie ist, liegt auf der Hand.

Fur den Fall, wo überwiegend physikalische Wärmeregulation eintreten soll, bei abundant gefütterten Thieren, wird bei erhöhter Aussentemperatur eine Erweiterung, bei verminderter eine Verengung der Hautgefässe stattfinden mussen, Vorgänge, welche den typischen Reflexen zuzuzählen sind, sofern man der Kalte das Kriterium eines Reizes belässt. Auf Reizung der Kältepunkte der Haut antworten die Vasoconstrictoren, auf jene der Warmepunkte die Vasodilatatoren, eine Folgerung, welche sich fast mit Nothwendigkeit ergiebt, wenn man den Dualismus der Temperatursinnesnerven annimmt.

d) Sonstige Regulationsmechanismen. Eine weitere auf Wärmereiz eintretende Reflexwirkung ist die Schweisssecretion, welche in demselben Sinne als Function der Wärmeempfindungsnerven aufgefasst werden kann wie die Steigerung des chemischen Tonus als eine Function der Kälteempfindungsnerven. Ordnen wir die Wirkungsweise der Aussentemperatur nach ihrem regulatorischen Effect, so ergeben sich als physiologische Reactionen in Folge von

Wärmereiz
1. Verminderung des chemischen Tonus,
2. Erregung der Vasodilatatoren der Haut,
3. » » Schweisssecretionsnerven,
4. Verminderung des trophischen Einflusses auf die Haarpapillen;

Kältereiz
1. Steigerung des chemischen Reflextonus,
2. Erregung der Vasoconstrictoren der Haut,
3. Verminderung der Schweisssecretion,
4. Steigerung des trophischen Einflusses auf die Haarpapillen.

Trophische Einwirkungen bei Aenderung des Haarkleides anzunehmen, liegt um so näher, als der durchschnittliche Blutgehalt der Haut bei andauernd kalter Aussentemperatur jedenfalls sich nicht über die Norm steigert und dadurch bessere Ernährungsverhältnisse für das Haar bedingt. Haben auch die bisherigen Versuche, die Existenz einer gesonderten Fasergattung trophischer Nerven für die Haarpapillen zu erweisen kein greifbares Resultat gezeitigt, so lässt sich dennoch ein nur durch Erniedrigung der Aussentemperatur innerhalb weniger Wochen erzwungener Ersatz der sparlicheren schlichten Deckhaare durch dichter gestellte Wollhaare (cf. S. 103) kaum auf andere Weise erklären.

Unter gewissen Bedingungen kommt eine, uber kürzere oder längere Zeiträume sich erstreckende Aenderung der normalen Körpertemperatur vor, welche charakteristisch für diejenigen Störungen ist, die man unter der Bezeichnung Fieber zusammenfasst.

6. Abnorme Regulation.

Nach den vorgängigen Auseinandersetzungen sind wir in der Lage, die Frage »was ist Fieber?« ebenso kurz als erschöpfend zu beantworten. Definiren wir: Fieber ist eine Neurose (D. Finkler), bedingt durch Läsion der »thermogenetischen« Centren und charakterisirt durch Störungen der Wärmeregulation. Gewöhnlich wird die Schädigung der physiologischen Function veranlasst durch chemische Stoffwechselproducte (Toxine, Toxalbumine) einer Reihe pathogener Mikroorganismen; mit demselben Recht konnen wir aber auch mechanische und thermische Insulte zu den fiebererzeugenden Ursachen rechnen, wie solche durch den »Wärmestich« oder dauernden Aufenthalt in Räumen mit 32—36° bedingt werden. Die Consequenzen der letztgenannten Eingriffe sind uns bereits bekannt, widmen wir deshalb den chemisch wirkenden Substanzen für einige Augenblicke unsere Aufmerksamkeit.

Dass es sich im Wesentlichen um die Stoffwechselproducte pathogener Mikroorganismen und nicht um diese selbst bei der Entstehung des Fiebers handelt, dafür haben einwandsfreie Versuche in grosser Zahl hinlangliche Beweise geliefert. Reinculturen derartiger Mikroben, in denen durch Erwärmen bis auf die für die Schizomyceten todtlichen Temperaturen eine Sterilisation erfolgt war, oder Filtrate der zur Züchtung verwendeten Nahrsubstanzen, welche unter Benutzung von Thoncylindern erhalten wurden, entfalten dieselben »pyrogenen« Eigenschaften als die fiebererzeugenden

Mikroorganismen selbst. Gewisse Unterschiede im Fieberverlauf, welche auf die biologischen Eigenthümlichkeiten der Fiebererreger zurückzuführen sind, wie z. B. das zeitweilige Aussetzen oder Verschwinden des Fiebers (Febris remittens, intermittens) konnen durch Injection jener, die Stoffwechselproducte der Spaltpilze bergenden Substrate nicht hervorgerufen werden; im Princip genügt das Auftreten eines Fieberanfalls nach einem derartigen Experiment, um den Zusammenhang zwischen chemischer Noxe und Fieber aufzudecken. Lässt man die bisher isolirten Stoffwechselproducte Revue passiren, so ersieht man, dass sie fast ausnahmslos zu den einfacheren N-haltigen Derivaten der Fettsäurereihe gehören; dass aber auch N-haltige Abkömmlinge der aromatischen Gruppe dasselbe zu leisten vermogen, und zwar ziemlich complicirt zusammengesetzte, haben wir an dem Beispiel von dem Hydronaphtylamin und dem Cocain gesehen, Substanzen, denen sich leicht noch andere, ähnlich wirkende, anreihen liessen.

Mit Finkler können wir 3 Fieberstadien unterscheiden:

a) Das Stadium der labilen Wärmeregulation mit Zunahme der Eigenwärme. Wärmeproduction und Wärmeabgabe zeigen bedeutende Schwankungen, schliesslich tritt aber — mitunter in kurzer Zeit — Steigerung der Körpertemperatur ein. Um diese Erhöhung herbeizuführen, genügt einfache »Wärmestauung« durch Contraction der Hautgefässe nicht und Finkler wiess durch quantitative, auf Korpergewichts- und Zeiteinheit bezogene Bestimmung des O-Verbrauchs fiebernder und nicht fiebernder Meerschweinchen nach, dass auch im Anfangsstadium des Fiebers eine Zunahme der Wärmeproduction stattfindet. Senator findet eine vermehrte Bildung und Ausscheidung des Harnstoffs schon vor Eintreten fieberhafter Temperatursteigerung. Eine Verminderung der Wärmeabgabe besteht nebenher ganz unzweifelhaft; diese aber ganz allein für die Steigerung der Korperwärme verantwortlich machen zu wollen (Traube), ist nach den mustergultigen Experimentaluntersuchungen der Pflüger'schen Schule nicht mehr angängig. Die Contraction der Hautgefässe, oft mit subjectivem Kältegefühl auch bei Thieren verbunden, wie man aus ihrem Benehmen schliessen kann, ist durchaus keine anhaltende. Nach Senator sieht man nicht selten die längs der beiden Ränder und in der Mitte der Ohren verlaufenden Hauptstämme sich bis zur Dünne eines Zwirnsfadens zusammenziehen, wobei das Ohr blass und kalt wird, dann aber plötzlich das Blut unter fühlbarer Pulsation hineinschiessen, wobei jene Hauptstämme bis zu einer Breite von 2—3 *mm* anschwellen, alle ihre Verästelungen sich mächtig erweitern und Anastanosen, die vorher nicht sichtbar waren, zum Vorschein kommen. Einwirkungen, welche bei gesunden Kaninchen ein schnell vorübergehendes Spiel von Verengerung und Erweiterung hervorrufen (plötzliches Berühren des Korpers etc.), veranlassen im Fieberzustande häufig eine lange, bis über eine Stunde dauernde Reihe von abwechselnden Verengerungen und Erweiterungen, von denen namentlich die letzteren zuweilen 5—8 Minuten anhalten. Man wird nicht fehlgehen, hieraus auf einen Reizzustand der Centralorgane zu schliessen, wofür auch die Reizungserfolge Heidenhains bei fieberkranken Hunden sprechen. Unter Anwendung solcher Reizstarken, welche bei gesunden Hunden ein geringes Sinken der Korpertemperatur veranlasst hatten, stieg dieselbe nunmehr im Innern, wobei die Hautgefässe sich derart contrahirten, dass Abkühlung der Haut eintrat. Bei grösseren fieberhaft erkrankten Thieren ist die ungleichmässige Temperatur der Haut an verschiedenen Stellen auffällig, weniger am Rumpf als an den exponirten Körpertheilen, Ohren, Nase, Hörner, Extremitäten. Das eine Ohr fühlt sich kalt an, das andere warm, oder die Nasenspitze warm, der Rücken kalt etc.

Auch sonst ist das Regulationsvermögen geschädigt. Einer Steigerung des O-Verbrauchs, wie sie Absenkung der Umgebungstemperatur bei hungernden gesunden

Individuen nach sich zieht, vermag der fieberkranke Organismus meist nicht in gleichem Masse nachzukommen. Während die Steigerung des O-Verbrauchs beim normalen Meerschweinchen pro 1° Abnahme der Aussentemperatur 32 *ccm* betrug, fanden sich beim fiebernden nur ca. 27 *ccm*, wobei jedoch eine Abnahme der Körpertemperatur nur in den seltensten Fällen eintrat. In warmer Umgebungstemperatur (27—29°) war die Neigung, eine weitere Erhöhung der Körpertemperatur eintreten zu lassen, viel ausgesprochener als bei gesunden. Die Thiere besitzen nicht mehr die Fähigkeit, in normalem Grade ihre Wärmeproduction der Erhöhung der Aussentemperatur entsprechend zu vermindern.

b) Das Stadium erhöhter Eigenwärme und einer in fast normaler Ausdehnung wiederhergestellten Regulation. Ein qualitativer Unterschied der Wärmeproduction gegenüber der Norm ist auch in diesem Stadium nicht vorhanden, nur geräth, entsprechend dem gesteigerteu Gewebszerfall — bewiesen durch Erhöhung der N-Ausfuhr und Erhöhung des O-Consums, welcher die CO_2-Ausfuhr aber nicht gleichen Schritt hält -- die verhältnissmässige Zusammensetzung der zur Oxydation zu verwendenden Substanzen schneller auf den Punkt, auf den sie nach Aufhebung der Nahrungszufuhr kommen muss, als es nach der Abnahme des Korpergewichts zu erwarten wäre. Dementsprechend kommt auch im Fieber der respiratorische Quotient schon auf einen tieferen Stand bei geringerer Abnahme des Korpergewichts, als im nicht fiebernden Zustand. Durch Abkühlung wird der Gewebszerfall in diesem Sinne gesteigert, nicht selten unter weiterer Zunahme an sich schon hoher Fiebertemperatur; der Werth des R.Q. nimmt in kürzerer Frist ab als ohne Abkühlung, steigt aber nicht mehr, wie im normalen Zustand, bei Erwärmung der Umgebung wieder an, woraus Finkler auf eine Erhöhung des chemischen Tonus der Muskulatur schliesst, unter Einfluss des für die Fiebertemperatur sich einstellenden Regulationsmechanismus. Die Wärmeabgabe bleibt, wie aus den calorimetrischen Versuchen Senators hervorgeht, während des Höhestadiums des Fiebers über die Norm erhoht, meist um 50 bis 80 pCt. und sinkt nur selten unter die Productionsgrösse, so dass thatsächlich die Regulation für die Fiebertemperatur eine fast vollständige ist. Selbst die normalen Tagesschwankungen können sich in der Fibercurve bei Febris continua ziemlich deutlich ausprägen. Die Gefässe der Haut befinden sich dabei weder in lähmungsartiger Erschlaffung noch in tetanischer Contraction, sondern erweitern und verengern sich nach wie vor, oft ohne jede erkennbare äussere Veranlassung. Beim Hund nimmt die Harnmenge beträchtlich zu, so bedeutend, dass trotz der in den allerersten Stunden vielleicht vorhandenen Abnahme sich am Ende des ersten Fiebertages schon im Ganzen eine starke Vermehrung herausstellt. Diese im Gegensatz zu den fieberhaften Krankheiten des Menschen auffallende Vermehrung scheint nach den übereinstimmenden Wahrnehmungen Senator's und Naunyn's eine constante zu sein. Die »fieberhafte Consumption« ist unbeständig und davon abhängig, in welchem Grade die gesteigerte Wasserabgabe durch vermehrte Aufnahme von Getränken ersetzt wird. Wenn das Wasserquantum gesunden und fiebernden Thieren zugemessen wird, dann ist die stärkere Gewichtsabnahme bei letzteren eclatant.

c) Das Stadium labiler Wärmeregulation mit Abnahme der Eigenwärme unter Ruckkehr zur Norm. Es findet eine Abnahme der Oxydationsgrösse statt, ohne dass sich zunächst ein Sinken der Körperwärme bemerkbar macht. Während auf der Hohe des Fiebers bei einer zwischen 25—26° betragenden Aussentemperatur eine Steigerung des O-Verbrauchs um 21,4 pCt. gegen die Norm eingetreten war (von 1011,3 *ccm* pro KK und Stunde auf 1228,3 *ccm*), constatirte Finkler in diesem Stadium ein Absinken um 19,3 pCt. (O-Verbrauch nur 875,5). Auf Eis gebracht, lässt sich im 3. Stadium keine regulatorische Steigerung der Oxydation mit Erhaltung der ur-

sprünglichen Körpertemperatur nachweisen, sondern es tritt ein Abfallen der Temperatur oft bis unter die normale Körperwärme ein. Wie im Beginn des Fiebers, haben wir es nunmehr ebenfalls mit labiler Wärmeregulation zu thun; der Unterschied liegt aber darin, dass hier Neigung zum Abfallen der Temperatur und zur Verminderung der Oxydation besteht, dass dort dagegen bei Tendenz zu progressiver Wärmeproduction höhere Einstellung der Körpertemperatur erreicht wird. Die Wärmeabgabe bei Fieberabfall übersteigt nach Senator's Messungen oft das Doppelte der normalen Abgabe. Der Temperaturabfall wird beim Menschen vielfach durch reichlichen Schweissausbruch unterstützt, hängt aber nicht davon ab, da die Temperatur schon vor beginnender Schweisssecretion in Abnahme begriffen sein kann. Andererseits ist auch bekannt, dass auf der Höhe des Fiebers trotz einer durch schweisstreibende Medicamente künstlich erzeugten Schweissabsonderung die Temperatur nicht sinkt, sondern sogar noch steigen kann.

d) Es ist oben betont worden, dass es zur Erzeugung von Fieber gleichgültig sei, ob fiebererregende Mikroorganismen direct oder deren Stoffwechselproducte zur Einimpfung gelangen. Ein Unterschied scheint aber dennoch zu bestehen. Wenn man die durch Glycerin aus Eiter oder eitrigem Sputum ausgezogene pyrogene Substanz Kaninchen in genügender Menge unter die Rückenhaut spritzt, so bekommen sie eine bis zu drei Tagen dauernde fieberhafte Temperaturerhöhung, niemals aber findet man, wie Senator versichert, zu irgend einer Zeit des Fiebers einen fettigen Zerfall der Organe, der Leber, Nieren, Muskeln oder höchstens eine geringe körnige Infiltration der Epithelien der Nierenrinde oder der Leberzellen, wie sie auch bei ganz gesunden Kaninchen vorkommt. Dagegen treten diese Veränderungen neben der Temperaturerhöhung regelmässig ein nach Einspritzung von ursprünglichem, nicht mit Glycerin behandeltem Eiter oder Sputum, wie schon die Versuche von O. Weber und Billroth ergeben haben. Senator folgert hieraus, dass die dem Fieber eigenthümlichen Gewebsveränderungen und die fieberhafte Temperatursteigerung verschiedene Ursachen haben und bis zu einem gewissen Grade unabhängig von einander sein müssen. Er neigt sich der Ansicht zu, fettige Degeneration sei speciell nicht auf die hohe Körpertemperatur zurückzuführen, und stützt sich hierbei auf Beobachtungen J. C. Lehmann's, welcher in 4 Fällen von Tetanus mit 41,6—44,4° ebensowenig Gewebsveränderungen gefunden hat, wie Walther und Obernier bei Thieren, deren Temperatur künstlich bis zur Vernichtung des Lebens erhöht wurde. Demgegenüber sind die Erfahrungen ins Feld zu führen, welche durch Obduction der an Tetanus gefallenen Pferde gesammelt sind. Sogar in Fällen, in denen der Tetanus nach 24stündigem Verlauf tödtlich wurde, kann man häufig genug Verfärbung der Musculatur und Verschwinden der Querstreifung nachweisen; den Versuchen Walther's und Obernier's stehen die widersprechenden Litten's mit derselben Beweiskraft gegenüber, und der positive Befund giebt den Ausschlag.

Ausserdem darf man nicht übersehen, dass das pyrogene Material nicht immer in gleicher Intensität wirkt. Wiederholt beobachtete Finkler nach Eiterinjection keine oder nur geringe Temperatursteigerung, mitunter langsames Steigen mit Unterbrechung. Es kann aber auch vorkommen, dass Thiere einen Fieberanfall mit erheblicher Temperaturzunahme in kurzer Zeit überstehen, ohne im weiteren Verlauf irgend welche Störungen zu zeigen, andererseits gehen die Versuchsthiere ein, ohne überhaupt eine Steigerung der Temperatur erfahren zu haben. Diese machen den Eindruck schwerster Erkrankung und unter sofortigem Abfall der Eigenwärme (Collapstemperatur) tritt der Tod ein. Nach Injection faulig zersetzter Massen konnte dieser Ausgang besonders häufig beobachtet werden. Bei diesen Differenzen in der Wirkung des pyrogenen Materials wird daher weiteren Versuchen die Entscheidung vorbehalten

bleiben, ob dem von Senator aufgestellten Satz, bezüglich der Unabhängigkeit der Gewebsdegeneration von der Erhöhung der Körpertemperatur allgemeine Gültigkeit zukommt, oder nur für specielle Fälle zutrifft.

e) Ferner hat man auch auf die Individualität der Thiere bei Fieberversuchen und bei Beurtheilung spontaner Infection Rücksicht zu nehmen. In dieser Hinsicht sind die Wahrnehmungen Aronsohns beachtenswerth, welcher nicht nur eine temperaturerniedrigende Wirkung pyrogener Massen, sondern auch eine conträre Wirkung antipyretischer Mittel zufällig entdeckte. Subcutane Injection von Heujauche führt, wie schon seit geraumer Zeit bekannt, ebenfalls zu einer fieberhaften Temperatursteigerung. Derselbe Effect lässt sich aber auch mit sterilisirtem Heuinfus erreichen. Bei einem Kaninchen war nach Injection sterilisirten Materials eine bis 12 Stunden anhaltende, im Maximum 2° betragende Temperaturzunahme in 15 Fällen eingetreten, merkwürdiger Weise beim 16 Versuch nicht; es fiel im Gegentheil die Temperatur von 39 auf 37°. Ein zweites von den 14 Versuchsthieren verhielt sich in ähnlicher Weise. Nach Antipyrininjection reagirten sie im entgegengesetzten Sinne, d. h, es erhöhte sich nach Einverleibung des Mittels die Körpertemperatur wie nach dem Wärmestich.

Auf eine Erklärung dieses paradoxen Verhaltens wurde Aronsohn geleitet durch den auffallend schlechten Ernährungszustand der beiden Kaninchen. Das Hautgefässsystem ist bei solchen Thieren auf möglichste Verhinderung des Wärmeverlustes eingestellt. Ein neuer, die vasomotorischen Centren treffender Reiz, wie ihn die toxischen Substanzen der Heujauche setzen, hat nicht, wie unter normalen Verhältnissen, eine fernere Steigerung, sondern Lähmung des übermässig thätigen Apparates zur Folge; der Wärmeverlust kann sich um so mehr erhöhen, als die schlecht genährten Muskeln weniger Wärme zu produciren vermögen. Acceptiren wir die Vorstellungen Sawadowski's über die Functionen des Wärmecentrums, so würden wir auch an einen lähmungsartigen Zustand der -trophischen Abtheilung zu denken haben. Daher also der Temperaturabfall nach Injection fiebererregender Substanzen. Das paradoxe Fieber, veranlasst durch Anwendung antifebriler Mittel, hält Aronsohn für nichts anderes als ein Symptom der durch Alteration ihres Gefässsystems gereizten thermogenetischen Centren. An eine Mitbetheiligung der Gefässe an den Reizerscheinungen der Centralorgane weisen die nicht selten nach Gaben von Chinin, Salicylsäure und Antipyrin auftretenden Erscheinungen hin. Das Ohrensausen ist bedingt durch punktförmige Hämorrhagien am Trommelfell und den übrigen Abtheilungen des Gehörorgans, Exantheme, Oedeme, der Extremitäten, Hämaturie, Icterus, sind nicht minder wie die gegen Erwarten gesteigerte Thätigkeit der Wärmecentren unzweifelhaft Folgezustände von Läsionen der Gefässe, die auf Grund einer vorhandenen Disposition durch die genannten Antifebrilia bei einzelnen Individuen eintreten.

VII. Postmortale Temperatursteigerung.

Jede Verlangsamung des Blutstroms bewirkt nach Heidenhain's Untersuchungen nicht eine Abnahme, sondern eine Steigerung der Temperatur im Körperinnern, offenbar deshalb, weil die Ableitung der Wärme aus den Organen in höherem Grade abnimmt als die Production. Eine derartige Verminderung der Umlaufsgeschwindigkeit ist daher auch im Stande, die oft schon in der Agonie eintretende Temperaturzunahme verständlich zu machen, eine Erscheinung, welche den eingetretenen Herz- und Respirationsstillstand überdauern kann. Dazu kommt noch die Fortdauer der chemischen Umsetzungen in den Organen, welche

sowohl im Parenchym als in Körperhöhlen in beschränktem Maasse abzulaufen vermögen (postmortale Gasbildung etc.). Bei rasch eintretender Todtenstarre trägt sicherlich auch die bei der Erstarrung der Musculatur frei werdende Wärme zur postmortalen Erhöhung der Temperatur bei. Den Nachweis der Wärmebildung bei Erstarrung führten Fick und Dybkowsky in folgender Weise. Eine beträchtliche Wassermasse wurde auf die zum Starrmachen der Muskelsubstanz erforderliche Temperatur gebracht und erhalten. Die hinlängliche Constanz der Temperatur controlirten sie fortdauernd durch ein darin angebrachtes feines Thermometer. Das Gefäss eines zweiten, ebenso feinen und mit dem ersten genau verglichenen Thermometers war mit lebenden Muskelmassen umwickelt, welche vorläufig auf eine der Erstarrungstemperatur nahe Wärme gebracht waren. Nun wurde dieses umwickelte Thermometer gleichfalls in die Wassermasse eingesenkt und sein Steigen genau beobachtet. Waren Froschmuskeln um das Thermometer gewickelt, so stieg es bis zu 0,07° über die Temperatur des Wassers. Bei Kaninchenmuskeln erreichte die Differenz sogar den Werth 0,23°. Auch die bei der Blutgerinnung sich entwickelnde Wärme ist auf die Temperatursteigerung post mortem von Einfluss (Schiffer, Huppert). Bis zu welchem Grade eine solche sich ausbilden kann, ergiebt sich aus nachstehenden, von Liska an Pferden ausgeführten Messungen, wovon das eine an Tollwuth (I), das andere (II) an traumatischem Tetanus verendet war.

	I	II
5 Minuten vor dem Tode	42,9°	39,4
5 Minuten nach dem Tode	43,0	39,0
10	43,8	39,2
15	43,9	39,5
20	44,0	39,8
25	44,1	40,0
30	44,0	40,2
35	44,1	40,2
40	43,8	40,0
45	43,0	39,8
50	42,0	39,6
55	42,0	39,5
60	42,0	39,3

In den Fällen, in welchen vor dem Tode Collapstemperaturen beobachtet werden, ebenso bei Tödtung durch Verbluten, scheint ein continuirliches Sinken der Körperwärme ohne postmortale Erhöhung einzutreten. Bei einem geschlachteten jungen Hahn sah Colin das in der Cloake befindliche Thermometer stündlich im Mittel um ca. 3,3° fallen. In 3 Stunden war die Temperatur von 42° auf 31,4° gesunken. Nach Vergiftung mit Chinin ist nach Binz die postmortale Temperatur ebenfalls abnorm erniedrigt.

Anhang. Wärmeökonomie der Pflanzen.

Während das lebende Thier fortdauernd strahlende Energie in Form von Wärme producirt, consumirt die Pflanze lebendige Kraft in Form von Wärme und Licht und zwar handelte es sich um solche Lichtstrahlen, welche den Wärmestrahlen in Bezug auf ihre Wellenlänge am nächsten stehen, nämlich vorzugsweise um rothes und gelbes Licht.

Im Allgemeinen vermogen die Lichtstrahlen kürzerer Wellenlänge, die violetten und ultravioletten in erster Linie, chemische Umsetzungen zu vermitteln, doch sind gerade bei der Dissociation der Kohlensäure durch chlorophyllhaltige Pflanzen die Strahlen grösserer Wellenlänge die wirksamsten. Die Ursache, weshalb gerade diese nicht nur leuchtenden, sondern auch wärmenden Lichtstrahlen zur Reduction der CO_2 Verwendung finden, scheint darin zu beruhen, dass das Chlorophyll für diese Strahlen ein grösseres Absorptionsvermogen besitzt als für andere von kleinerer Wellenlänge; die Chlorophyllmolecüle sind gleichsam auf die Schwingungsenergie dieser Strahlen abgestimmt, wie eine auf einen bestimmten Ton resonirende Saite. Die unter Einfluss der strahlenden Energie vergrosserte Schwingungsamplitude des grünen Pflanzenfarbstoffs allein genügt aber noch nicht zur Reductionswirkung. Cloez constatirte, dass das Chlorophyll getrockneter Blätter (von Amaranthus tricolor) CO_2 nicht mehr zerlegt, ebenso ein durch Extraction von Hoppe-Seyler gewonnener Farbstoff, das Chlorophyllan, welcher mit dem Chlorophyll der lebenden Pflanze alle wesentlichen Eigenschaften theilt, CO_2 aber nicht reducirt. Zur Zerlegung der CO_2 ist nach Hoppe-Seyler, Trécul, Gautier u. A. das Protoplasma der Chlorophyllkörnchen nothwendig, welches die CO_2 nicht nur absorbirt, sondern vermittelst seiner Affinität für den Kohlenstoff und der erhöhten Molecular- und Atomenergie, unter Einfluss des vom Plasma chemisch gebundenen Farbstoffs (Hoppe-Seyler), das Kohlensäuremolecül zerreisst. Andererseits ist das Plasma allein, ohne den von aussen zugeführten Energieüberschuss, nicht im Stande, die Dissociation zu bewerkstelligen, wie das Verhalten der Pflanzen im Dunklen lehrt. Von der gesammten zur Verfügung stehenden lebendigen Kraft wird aber nur ein kleiner Theil zur Aufspeicherung von spannkraftführendem Material ausgenutzt. Nach Scheffer bildet unter den günstigsten Verhältnissen ein Quadratcentimeter eines Oleanderblattes in einer Secunde als erstes Product der Assimilationsthätigkeit der chlorophyllhaltigen Zellen 0,0000000537 *g* Stärke. Die Verbrennungswärme dieser Menge beträgt nur 0,00022 cal, und ebenso gross ist das Quantum der zur Bildung der Stärke aus dem Licht verbrauchten Energie, die Verbrennungswärme von 1 *g* Stärke zu 4123 cal. angenommen. Nun beträgt aber die strahlende Energie, welche die gleiche Blattfläche an heiteren Sommertagen empfängt, 0,03 cal. in der Secunde. Es verbrauzht also die Pflanze zu chemischen Zwecken noch nicht den hundertsten Theil. Dies Verhalten ist eine allgemein gültige Thatsache. Von der Gesammtheit der absorbirten Strahlen übt meist nur ein so kleiner Theil chemische Wirkungen aus, dass die allgemeine optische Absorption kaum je ein Bild der speciellen chemischen Absorption giebt, besonders wenn man berücksichtigt, dass das Verhältniss der zur chemischen Arbeit und zur Erwärmung verwendeten strahlenden Energie bei den verschiedenen Substanzen ausserordentlich wechselt. Trotz der Geringfügigkeit der in der Pflanze in den bekannten Formen aufgespeicherten strahlenden Energie ist dieselbe zur Erhaltung der animalischen Lebewesen ebenso nothwendig, als der zur Erwarmung der Erdrinde disponible Ueberschuss; ja es können sogar die im Laufe der Zeiten angehäuften Schätze an spannkraftführendem Material bei einem Mangel an äusserer, von der Sonne bezogener strahlender Energie vicariirend für letztere eintreten, indem sie als brennbares, Licht

und Wärme spendendes Material von Menschenhand benutzt, wiederum in die ursprüngliche Energieform übergeführt werden.

Von der Gesammtsumme der von der Pflanze aufgespeicherten lebendigen Kraft hat man aber noch einen gewissen Bruchtheil in Abzug zu bringen, da im Gewebe ein im Princip mit dem thierischen übereinstimmender Stoffwechsel sich vollzieht (Kunkel), der seinen Ausdruck in einer Aufnahme von Sauerstoff und Ausgabe von Kohlensäure findet. Dieser Gasaustausch ist für die Erhaltung der Pflanzen eben so wenig entbehrlich wie der gleiche Vorgang beim Thier. Der angedeutete Sachverhalt lässt sich durch das Experiment leicht darlegen. Schliessen wir eine Pflanze vom Zutritt des Sauerstoffs vollständig ab, bringen wir sie in ein indifferentes Gas, z. B. in Wasserstoff oder Stickstoff, so hören zuerst die charakteristischen Lebenserscheinungen, Protoplasmaströmung und die vielen Pflanzen eigenthümliche, selbständige Bewegung nach einem Reize auf. Dauert eine solche Absperrung vom Sauerstoff längere Zeit, so kehren auch die genannten Lebenserscheinungen nach Zutritt des Sauerstoffs nicht wieder zurück; die Pflanze stirbt unter solchen Umständen, genau wie das Thier, den Erstickungstod. Die unter Einfluss des aufgenommenen Sauerstoffs sich vollziehenden Umsetzungen, vielleicht fermentative Processe mit nachfolgender Oxydation, führen jedoch zur Bildung anderer Producte als die analogen im Thierkörper. Boussingault überliess 22 Maiskörner der Entwickelung zu jungen Keimpflanzen im Dunkeln während eines Zeitraums von 3 Wochen und verglich die Bestandtheile derselben mit jenen nicht gekeimter Körner. Ausser einer bedeutenden Gewichtsvermehrung der gekeimten Samen, die aber lediglich auf Wasseraufnahme zurückgeführt werden kann, hatte eine Neubildung von Zucker, Dextrin, Gummi und von Cellulose stattgefunden, während das Stärkemehl und das feste Oel beinahe gänzlich verschwunden waren. Anderweite, in grosser Zahl angestellte Keimungsversuche haben die Boussingault'schen Versuchsergebnisse bestätigt und insofern erweitert, als bei Kürbissamen z. B. ausser Zucker, Gummi etc. auch die Bildung von Stärkemehl auf Kosten von Oel, das im Kürbissamen als ausschliesslicher Reservestoff functionirt, in unzweideutiger Weise nachgewiesen wurde. Nach Muntz soll hierbei das Oel zuerst in Glycerin und Fettsäuren zerlegt, letztere sauerstoffreicher werden und ersteres verschwinden. Aber auch höher oxydirte Körper treten bei der Keimung auf, wie Bernsteinsäure, Aepfelsäure etc., und es ist nicht unwahrscheinlich, dass alle Pflanzensäuren solchen Oxydationserscheinungen ihre Entstehung verdanken; wenigstens zwingt kein experimenteller Versuch zu der Annahme der Entstehung dieser sauerstoffreichen Verbindungen durch directe Production aus anorganischem Material in der chlorophyllhaltigen Zelle. In diesem Wachsthumsstadium der Pflanze ist auch die Wärmeentwicklung eine relativ grosse. Keimende Gerste in Haufen gelagert von ca. 0,3 *m* Höhe entwickelt Temperaturen, welche 6—10° die der Umgebung übersteigen. Nach Sachs erwärmen sich 100—200 keimende Erbsen bis zu 1,5°. Sind die Reservestoffe verbraucht und hat die aus dem Keime entstandene Pflanze die Fähigkeit erlangt, im Lichte selbst organische Substanz zu erzeugen, so beginnt ein, von dem ersten ganz verschiedenes Stadium des Pflanzenlebens. Die Pflanze erzeugt in sich selbst durch Reduction dasjenige Material, welches sie für den Aufbau der weiter auszubildenden Organe bedarf. Ebenso wie bei der Keimung die Reservestoffe unter Beihülfe fermentativer Oxydationen abwechselnd in lösliche Substanzen übergeführt und mittelst der Saftströmung nach den jungen Trieben befördert, dort wieder abgeschieden werden, so geschieht dies jetzt mit dem neugebildeten, in der chlorophyllhaltigen Zelle vorhandenen Stärkemehl, um dann endgültig in den wachsenden und sich theilenden Zellen abgelagert zu werden. In den Blättern und Zweigen, namentlich unmittelbar unter der Endknospe, findet, wie Dutrochet auf thermoelektrischem

Wege nachwies, eine geringe Wärmeentwickelung statt, sie hört aber ganz auf, wenn die Holzstructur fertig ausgebildet ist. Zur Blüthezeit beginnt eine zweite Epoche intensiverer, mit gesteigerter Wärmebildung einhergehender Oxydation, wobei Temperaturen von 10° auftreten, wie z. B. beim Blühen von Arum maculatum (Dutrochet) selbst von 22—25°, welcher Unterschied gegenüber der Lufttemperatur an Blüthen von Colocasia odora von Brogniart gefunden wudre.

Für die Anlage der Reservestoffbehälter kommen wiederum Reductionsvorgänge in Betracht, welche wahrscheinlich unter Verbrauch von lebendiger Kraft ablaufen. Bei Bildung der den Embryo umgebenden Gewebstheile des Samens, welche für die einjährigen Gewächse die ausschliesslichen Reservestoffbehälter sind, findet eine mehr oder weniger umfangreiche Umwandlung von Kohlehydraten in Fett statt. Etwas anders gestaltet sich die Anlage der Reservestoffbehälter bei den mehrjährigen Gewächsen. Bei diesen besitzt das einzelne Individuum einen winterlichen Ruhezustand, den es antritt unter Verlust seiner vergänglichsten Organe, um alsdann im Frühjahr sich wieder weiter zu entwickeln und die verlorenen Organe von Neuem aus sich heraus zu entfalten. Zu dieser Neuentwickelung sind genau wie zu der ersten Entwickelung eines Pflanzenindividuums organische Substanzen erforderlich auf deren Kosten die Neubildung stattfindet, ein Material, welches durch die Vegetationsthätigkeit der früheren Jahre erzeugt und dann aufbewahrt worden ist. So finden wir bei den nicht immergrünen, mehrjährigen Gewächsen auch Reservestoffbehälter ausserhalb der Samen in verschiedenartigen Theilen der überwinternden Pflanze, immer aber eingeschlossen in einem Dauergewebe, niemals in Blättern, Blüthen und den Stengeltheilen, welche abgeworfen werden. Bei den Rüben ist die Wurzel, bei anderen Pflanzen die Knolle oder Zwiebel resp. der oberirdische Stamm selbst, das Holz, der Reservestoffbehälter, welcher sich im Winter mehr oder minder dicht mit Stärkemehl oder einem physiologisch gleichwerthigen Körper angefüllt zeigt, um im Frühjahr dem Saft, aus dem die Neubildung der Organe erfolgt, den Erstbedarf des nöthigen organischen Nährmaterials darzubieten und so aus dem Winterlager zu verschwinden. Eine quantitative Abwägung sämmtlicher mit positiver oder negativer Wärmetönung einhergehender chemischer Umsetzungen ist für die Pflanze bisher ebenso wenig ausführbar, als für den Thierkörper, da wir eine genaue Kenntniss über den Umfang der einzelnen Vorgänge weder hier noch dort besitzen; aber selbst für die Wärmebilanz der Pflanze verwerthbare calorimetrische Bestimmungen fehlen zur Zeit. Immerhin lässt sich aber bereits aus dem Wenigen, was hierüber bekannt ist, mit Sicherheit der Schluss ziehen, dass in der Pflanzenwelt der Wärmeverbrauch die Wärmeproduction in überreichem Masse übertrifft.

Die Physiologie des Bewegungsapparates.

Von

Prof. Dr. **Polansky** und Prof. Dr. **Schindelka** in Wien.

Jene Form der Leistung des thierischen Organismus, welche wir als Bewegung im engeren Sinne bezeichnen, ist an das Vorhandensein von Protoplasma gebunden. Die Eigenschaft dieser Substanz, unter bestimmten Verhältnissen Gestaltveränderungen einzugehen, welche sich bald als allgemeine, bald als partielle Contractionen darstellen, befähigt auch alle aus dieser Substanz bestehenden Gewebselemente Bewegungen auszuführen. Während sich die Bewegungen beim eigentlichen Protoplasma als unregelmässige Bewegungen darstellen, treten dieselben an der Muskelsubstanz, welche nur als eine Modification des Protoplasma anzusehen ist, in Form regelmässiger Verkürzungen und Verdickungen an den aus ihr bestehenden glatten und quergestreiften Fasern auf. — Die Ursachen für diese Bewegungen sind in jener Eigenschaft des Protoplasma gelegen, welche man als dessen Reizbarkeit oder Irritabilität bezeichnet, und welche darin besteht, dass auf bestimmte Einwirkungen — Reize — hin, eine Contraction des Protoplasmas bewirkt wird. Es kommt dementsprechend auch allen jenen Gewebselementen, deren Grundlage das Protoplasma darstellt, die Eigenschaft zu, auf bestimmte Reize hin mit Zusammenziehung zu antworten und dadurch Bewegung hervorzurufen, welche entweder als solche oder in Form von Wärme zur Geltung kommt.

Zu jenen Gewebstheilen, welche eine selbstständige Bewegung auszuführen vermögen, rechnet man:

1. Die Lymphzellen und die ihnen analogen farblosen Blutkörperchen, die Schleim- und die Bindegewebskörperchen; 2. die Flimmerzellen[1]) und 3. die glatten und die quergestreiften Muskelfasern.

A. Der quergestreifte Muskel.

Die mechanischen Eigenscbaften des Muskels. Die mechanischen Eigenschaften, welche den Muskeln zukommen, sind die **Dehnbarkeit** und die

1) Bezüglich der Protoplasma- und der Flimmerbewegung verweisen wir auf die die bezüglichen Capitel des I. Bandes d. B.

Elasticität. Diese beiden Eigenschaften können zur Anschauung gebracht werden, wenn man an einem Muskel, welcher eben frisch dem Thierkörper entnommen wurde, dadurch einen Zug ausübt, dass man an denselben ein Gewicht anhängt. Man beobachtet dann, dass sich der Muskel proportional der Belastungsgrösse verlangert. Bei weiterer Einwirkung ein und derselben Belastung dehnt er sich noch weiter aus, ein Verhalten, welches allen organischen Körpern zukommt, und welches man als elastische Nachwirkung (Nachdehnung W. Weber's) bezeichnet. Wird die Belastung des Muskels vermehrt, so dehnt sich derselbe abermals aus, doch geschieht diese weitere Ausdehnung nicht mehr proportional der angehängten Last, und es wird sich bei einer Vermehrung der Belastung um das Doppelte oder Dreifache, der Muskel nicht auch um das Doppelte oder Dreifache verlängern. Die Dehnbarkeit des Muskels ist eine begrenzte, insoferne sich derselbe über ein gewisses Maximum nicht ausdehnen lässt und bei weiterer Zunahme der Belastung schliesslich zerreisst.

Hört die angebrachte Belastung zu wirken auf, so beginnt sich der gedehnte Muskel wieder zu verkürzen, ohne jedoch seine natürliche Länge sofort zu erreichen. Die weitere Verkürzung bis zu seiner ursprünglichen Länge geschieht dann sehr allmählich. Dem Muskel kommt demnach ein sehr hoher Grad von Dehnbarkeit und dementsprechend eine sehr geringe aber vollkommene Elasticität zu. Dieses Verhalten der Dehnbahrkeit zur Elasticität wird noch auffallender, sobald der Muskel aus dem ruhenden Zustande in den thätigen übergeht. Es wird, da die Dehnbarkeit zunimmt, sich dementsprechend die Elasticität des Muskels vermindern, d. h. der thätige Muskel wird bei gleicher Belastung stärker gedehnt als der ruhende

Eine weitere Verminderung der Elasticität erfährt der thätige Muskel durch die Ermüdung, während der ruhende Muskel von derselben nicht wesentlich beeinflusst wird. Von besonderem Einflusse auf die Elasticitat des Muskels ist nach v. Anrep[1]) die Blutzufuhr, indem nach einer Unterbindung der Arterien die Elasticität des Muskels für kurze Zeit herabgemindert, jedoch bald darauf gesteigert wird; werden die Nerven durchschnitten, so wird die Elasticität eine geringere und verliert auch gleichzeitig an ihrer Vollkommenheit. Auf die Elasticität des Muskels nehmen auch gewisse Stoffe Einfluss; so steigern Kalisalze, Digitalis, Physostigmin dieselbe, während sie durch Veratrin herabgesetzt wird [v. Anrep-Rossbach[2])]. Levin[3]) bestätigt die Angabe Hennig's, dass Tannin die Elasticitat der Muskel grösser und

1) v. Anrep, Studien über Tonus und Elasticität der Muskel. Arch. f. die ges. Phys. 21, pag. 226.

2) Rossbach u. v. Anrep, Einfluss von Giften und Arzneimitteln auf die Länge und Dehnbarkeit des quergestreiften Muskels Arch. f. d. ges. Phys. XXI, pag. 240.

3) Levin, Arch. f. Anat. u. Phys. 1880, pag. 277.

vollkommener macht. Nach Boudet[1]) wird der Muskel durch Kälte weniger und unvollkommener, durch Wärme vollkommener elastisch und zugleich mehr dem angehängten Gewichte proportional dehnbar.

Die Zusammenziehung des Muskels. Geht der Muskel aus dem ruhenden Zustand in den thätigen über, so ändert er zunächst seine Form; er wird im allgemeinen kürzer und dicker. Die Verkürzung des ganzen Muskels resultirt aus der Längenabnahme der einzelnen, den Muskel zusammensetzenden Fasern, welche dabei derart an Dicke zunehmen, dass ihr Volumen nur ganz unbedeutend geringer wird, während sie etwas weniges an Dichte zunehmen [Erman- Valentin[3])], wogegen allerdings Ewald[4]) einwendet, dass der experimentelle Nachweis einer Volumenänderung des Muskels bei der Contraction nicht erbracht sei.

Diesen Vorgang im Muskel bezeichnet man als seine Contraction, jene Eigenschaft des Muskels, welche ihn allein fähig macht, Arbeit zu leisten.

Eine Erklärung für die Contraction ergiebt sich durch die Beobachtung einer sich verkürzenden Muskelfaser unter dem Mikroskope. Die Substanz einer jeden quergestreiften Muskelfaser besteht aus einer Reihe von der Länge nach an einander gefügten Muskelelementen, welche nach Engelmann[5]) durch die sogenannte Zwischenscheibe, [Fig. 6 g, h, Endscheibe Merkel's[6]), Fig. 5 E Quermembran Krause's[7]), Contractionsscheibe Nasse's[8])] von einander getrennt erscheinen. In der Mitte eines jeden solchen Muskelelementes lässt sich in Form eines queren Bandes eine anisotrope, doppelt brechende Schichte (Hauptsubstanz Rollet's, Fig. 5 Q, Fig. 6 c—d) unterscheiden, welche durch eine in ihrer Mitte gelagerte Querschichte, die Mittelscheibe oder Hensen'sche[9]) Scheibe, Fig. 5 M, Fig. 6 a—b, wieder in zwei Abtheilungen, die Querscheiben, geschieden wird. An diesen Querscheiben lagert sich isotrope, einfach brechende Substanz Fig. 5 J an, auf welche endlich je eine gleichfalls doppelt brechende Endscheibe Fig. 5 E, Fig. 6 g, h, folgt und die Abgrenzung des Elementes nach beiden Seiten hin bildet. An Insektenmuskeln findet sich noch in der einfach brechenden Substanz eine wenig doppelt brechende Schichte — die Nebenscheiben Engelmann's Fig. 6 e—f — vor.

1) Boudet, Traveaux d. lab. Marey 1878, 79 (cit. nach Hofmann und Schwalbe).

2) Erman, Gilberts Anal. d. Physik, XL, pag. 13, c. n. Hermann.

3) Valentin, Molesch. Untersuch. 1866, X, pag. 265.

4) Ewald, Arch. f. d. ges. Phys., XLI, 5. u. 6, pag. 215, 1887.

5) Engelmann, Arch. f. d. ges. Phys., VII 1873, XI 1875, XVIII 1878.

6) Merkel, Arch. f. mikroskop. Anatomie, VIII 1872, XIX 1881.

7) Krause, Zeitschr. f. rat. Med., 33. u. 34. Bd., Zeitschr. f. Biologie, 5., 6. u. 7. Bd., Arch. f. d. ges. Phys., VII.

8) O. Nasse, Zur Anatomie u. Physiologie der quergestreiften Muskelsubstanz, 1882.

9) Hensen, Arbeiten aus dem Kieler physiol. Institute, 1868.

Das Vorhandensein longitudinaler Scheidewände im lebenden Muskel, durch welche jedes einzelne Muskelfach wiederum in ein System von Muskelkästchen zerfallen soll (Krause) wird von Engelmann geläugnet, und werden die betreffenden Erscheinungen als eine Wirkung des erfolgten Absterbens des Muskels erklärt. Diese Ansicht Engelmann's wird auch durch die beiden von einander unabhängigen Beobachtungen Kühne's[1]) und Eberth's[2]) bestätigt, welche im Innern einer Muskel-

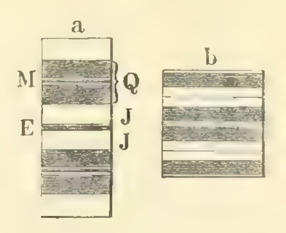


Fig. 5. Schema des Muskelbaues nach Merkel.
a Ruhe, b Contraction.

fibrille eine Nematode (Myoryctes Weissmanni) frei umherschwimmen sahen, eine Beobachtung, welche die Existenz aller membranösen Scheidewände von vorneherein vollkommen ausschliesst. Sie erlaubt aber auch noch ausserdem einen Schluss auf den Aggregat-

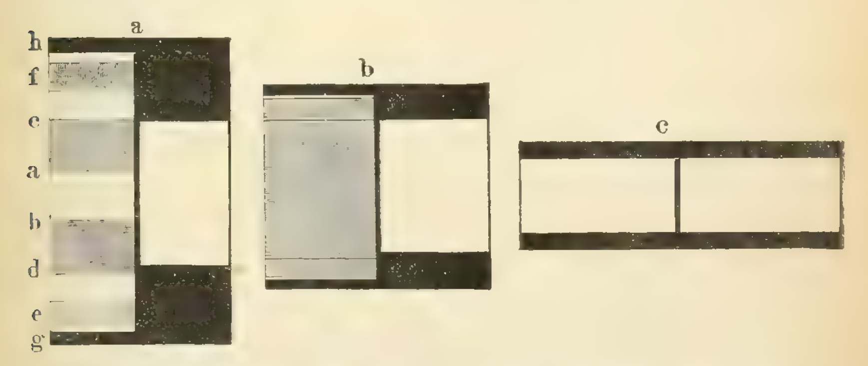


Fig. 6. Schema des Muskelbaues nach Engelmann im gewöhnlichen (links) und im polarisirten Lichte (rechts).
a Ruhe, b Zwischenstadium, c Contraction.

zustand des lebendigen Muskelinhaltes. Derselbe muss nach dem eben Angeführten ein flüssiger sein. Nur der anisotropen Substanz dürfte in Anbetracht ihres Verhaltens unter dem Mikroskope ein etwas festerer Aggregatzustand zukommen.

Was nun das Verhalten beider Substanzen bei der Contraction

1) Kühne, Arch. f. path. Anal. 1863, Bd. XXVI.

2) Eberth, Zeitschr. f. wissensch. Zool. XII. 1863.

selbst anbelangt, so lösen sich nach Merkel die Lagen anisotroper Substanz (kinetische Substanz), welche der Mittelscheibe anliegen, derart auf, dass an der Muskelfaser ausser jenen, der dunklen Mittelscheibe entsprechenden Streifen, beinahe keine Querstreifung wahrzunehmen ist — »Stadium der Auflösung« —. Auf der Höhe der Contraction angelangt, scheidet sich im Muskelelemente die doppeltbrechende Substanz an den beiden Endscheiben aus, während zu beiden Seiten der Mittelscheibe nun eine isotrope Schichte gelagert ist — »Stadium der Umkehrung« —.

Engelmann fasst dem gegenüber das Wesen der Muskelcontraction als einen Quellungsvorgang der anisotropen Substanz auf, zu welchem die isotrope Substanz die erforderliche Flüssigkeit liefert. Die anisotrope Substanz wird hierbei mit Ausnahme der Mittelscheibe weicher, die isotrope fester. Diese beiden Veränderungen gehen Hand in Hand mit Veränderungen im optischen Verhalten der Substanzen. Man kann nämlich beobachten, wie mit zunehmender Verkürzung die isotrope Schichte weniger durchscheinend, stärker lichtbrechend wird, während gleichzeitig die Querscheiben durchsichtiger, schwächer lichtbrechend werden. Die Grenze zwischen Querscheiben und Mittelscheibe wird bei zunehmender Verkürzung immer undeutlicher erscheinen und werden die Querscheiben kaum mehr wahrnehmbar sein — Uebergangs-, homogenes Stadium —. Sieht man bei fortschreitender Verkürzung endlich wieder dunkle Querstreifen auftreten, so sind dieselben der Zwischenscheibe zunächst gelagert. Die Höhe der einzelnen Schichten wird während der Contraction ebenfalls insofern umgeändert, als dieselbe stets eine geringere wird, obwohl sich das Gesammtvolumen des Muskelfaches kaum ändert. Doch wird beobachtet, dass die Höhe der isotropen Substanz bei Weitem rascher abnimmt als die der anisotropen. Engelmann folgert aus diesem Verhalten, dass sich die anisotropen Schichten auf Kosten der isotropen vergrössern, dass die anisotropen auf Kosten des Flüssigkeitsgehaltes der isotropen Substanz quellen. Diese Ansicht sucht Engelmann[1]) durch mikrometrische Messungen an Fasern von Insektenmuskeln zu beweisen. —

Nach Kölliker[2]) werden bei der Contraction der Muskelfaser die isotropen Theile derselben kürzer und scheinen sich selbst in anisotrope umzuwandeln; auch bei der stärksten Zusammenziehung erhalten sich jedoch einfache Querstreifen.

Wie alle quellungsfähigen Gewebselemente sucht sich auch die anisotrope Substanz, welche man sich in Gestalt langer Cylinder angeordnet denken muss, der Kugelform zu nähern, bei welchem Vorgange sich dieselbe in ihrem langen Durchmesser verkürzen muss, wobei es zu einer Vorwölbung an der äusseren Peripherie des Sarkolemma kommt, ein Vorgang, welcher durch die Beobachtungen von Nikolaides[3]) be-

1) Pflüger's Archiv XXIII, p. 571.

2) v. Kölliker, Sitzungsber. d. Würzburger phys. med. Ges. 21. Juli 1888.

3) Pflüger's Archiv f. Anat. u. Phys. 1885, p. 159.

stätigt wurde. Durch den Quellungsvorgang lässt sich demnach die Formveränderung der anisotropen Scheiben, aber auch ihr Weicherwerden, die Zunahme der Durchsichtigkeit und, da beim Quellen eine Verdichtung der Körper stattfindet, ebenfalls die Volumsabnahme des gesammten Muskels bei seiner Contraction, sowie schliesslich auch die bedeutende Grösse der mechanischen Arbeitsleistung erklären.

Die Zuckung.

Die Formveränderung, welche der Muskel in Folge eines einmaligen momentanen Reizes eingeht, bezeichnet man als Zuckung. Um die hierbei erfolgende Zusammenziehung und Erschlaffung in ihrem Verlaufe verfolgen und sie auch graphisch darstellen zu können, verwendet man jene Apparate, welche man als Myographien bezeichnet. Die Myographien zerfallen wesentlich in drei Gruppen, je nachdem man die kleinsten Zeitdifferenzen für die einzelnen Erscheinungen bei der Zuckung oder nur die Form der Zuckungscurve oder endlich nur die Zuckungshöhe zur Anschauung bringen will. Für die erste Klasse der Instrumente hat das Helmholtz'sche[1]) Myographion, das überhaupt das erste derartige Instrument war, als Vorbild gedient. Das Wesen dieses Apparates, welcher seitdem verschiedene Modificationen erfahren hat, ist darin gegeben, dass die Zuckung des Muskels durch ein mit diesem verbundenes Hebelwerk verzeichnet wird.

Das Myographion besteht seiner Hauptsache nach aus drei Theilen. Nämlich aus einem Schreibapparate, vermittelst welchem der Muskel an einem Schreibcylinder den Verlauf seiner Zuckung zeichnet, ferner aus einem Uhrwerke, welches diesen Zeichencylinder in gleichmässige Umdrehungen versetzt und endlich aus einer Vorrichtung, welche die rechtzeitige Auslosung eines dem Muskel durch den Nerven zugeleiteten elektrischen Reizes ermoglicht. Was den zuerst erwähnten Bestandtheil des Instrumentes anbelangt, so besteht derselbe aus dem Stahlstifte (h), welcher an einer Metallstange (H) seine Befestigung hat. Diese Stange selbst hängt von dem einen Ende des Gitters GF herab, welches Gitter selbst wieder in F befestigt ist und sich daselbst in zwei Axenlagern sehr leicht bewegt. In der Mitte des Gitters (A) ist dasselbe mittelst eines Hakens (e) mit dem Muskel in Verbindung gebracht. Damit der Schreibhebel während eines Versuchs mit dem Schreibcylinder (J) in steter Berührung bleibt, wird er gegen denselben durch ein an der Stange GH veschiebbares Laufgewicht angedrückt. Vom Schreibstifte läuft auch noch nach rückwärts ein Faden, um eine an der Säule EF befestigte Rolle g, welcher dann weiter unten um den Stab *vg* gewunden ist; durch Drehungen dieses Stabes um seine Längsachse wird der Faden auf demselben auf- und abgerollt, und kann dadurch der Schreibstift so eingestellt werden, dass derselbe den Schreibcylinder nur eben berührt.

Der um seine Axe drehbare Schreibcylinder besitzt einen Mantel aus Glas, der vor jedem Versuche berusst wird, damit eben der Schreibstift die Curven verzeichnen kann. Ausserdem ist der Schreibcylinder J auf einer schweren Schwungscheibe K aus Metall befestigt, und wird derselbe sammt dieser durch ein Gewichts-

1) Helmholtz, Messungen über Fortpflanzungsgeschwindigkeit der Reizung in den Nerven. Zweite Reihe. Arch. f. Anatomie u. Phys. 1852.

uhrwerk in rotirende Bewegung versetzt. An der unteren Fläche der Schwungscheibe sind zwei um die Axen bewegliche Flügel angebracht, die in eine mit Oel angefüllte Rinne Z M eintauchen, welche wieder durch die Schraube l sowohl gehoben als gesenkt werden kann. Je mehr nun die Flügel in das Oel eintauchen und je radiärer sie zur Scheibe gestellt werden, einen um so grösseren Widerstand finden dieselben im Oel bei der Bewegung der Scheibe und umsomehr wirken sie auf diese hemmend ein. Die Bestimmung der Geschwindigkeit wird durch ein Centrifugalpendel AA bewirkt, indem sich die Geschwindigkeit, bei welcher sich die beiden Kugeln eben von einander entfernen, leicht berechnen lässt.

Die Auslösung des Reizes erfolgt durch die Schwungscheibe K, indem dieselbe mit einem sogenannten Daumen z den nach aufwärts stehenden Arm u des Contacthebels $\vartheta^1 \vartheta^2$ umlegt und dadurch sowohl den Platincontact in ζ als auch den Quecksilbercontact in η öffnet. Der Contacthebel ist mitsammt dem Ende des Schreibhebelfadens an einem Brettchen befestigt, welches sich auf und ab bewegen lässt. Bei gehobenem Brettchen ist der Reizhebel dem Daumen so nahe, dass er von demselben umgeworfen werden kann, bei niedergedrücktem Brettchen sind beide von einander entfernt. Da die beiden Contacte in den primären Kreis einer Inductionsspirale eingeschaltet sind, so erfolgt im Momente, als der Hebel umgelegt wird, eine Unterbrechung des Stromes und damit ein Oeffnungsinductionsschlag, der nun als momentaner Reiz auf die Nerven zur Wirkung kommt, welch letzterer auf den beiden Elektroden der Inductionsspirale aufgelegt ist. Auf diese momentane Reizung antwortet der Muskel mit einer Zuckung, welche von dem Schreibstifte auf der berussten Scheibe in Form einer Curve verzeichnet wird. Wenn die immer schneller rotirende Trommel jene Geschwindigkeit erreicht hat, bei welcher eben die beiden Kugeln des Centrifugalpendels sich von einander zu entfernen beginnen, und welche daher leicht zu berechnen ist, wird das Brettchen gehoben, wodurch der mittelst eines Fadens an demselben befestigte Zeichenstift zum Anfallen an die berusste Trommelfläche gebracht und der Reizhebel der Schwungscheibe so genähert wird, dass der Daumen derselben ihn umwirft und dadurch die Reizung auslöst. Um den Reizmoment zu bestimmen, wird unmittelbar vor dem Versuche bei angelegtem Zeichenstifte und gehobenem Brettchen die Trommel langsam mit der Hand an dem Stift vorüber geführt; in dem Moment des Umwerfens des Hebels zeichnet der Muskel bei der langsamen Drehungsgeschwindigkeit fast eine gerade Linie, welche dem Momente der Reizung entspricht, auf die Trommelfläche.

Da die Fläche, auf welcher der Stift schreibt, in continuirlicher Bewegung sich befindet, so wird die Verkürzung als aufsteigende, die darauf erfolgende Erschlaffung des Muskels als absteigende Curve dargestellt werden. –

Wesentlich verbessert wurde der Apparat durch du Bois-Reymond [1]), indem es durch die Verbesserung möglich ist, die Geschwindigkeit der rotirenden Trommel, bei welcher die Zuckung erfolgen soll, beliebig zu variiren. Den gleichen Zweck, wie das Helmholtz'sche Myographion erfüllt das zuerst von Fick [2]) construirte und von Helmholtz [3]) wesentlich verbesserte Pendelmyographion. Bei diesem ist an einem schweren Pendel die berusste aequilibrirte Glasplatte gegenüber dem

---

1) Bezold, Untersuchungen über die elektrische Erregung etc. Leipzig 1861.

2) Fick, Vierteljahrssehrift d. naturf. Gesellch. in Zürich. 1862, p. 307.

3) Helmholtz, Würzburger Verhandlungen. N. F. II. p. 147. 1872.

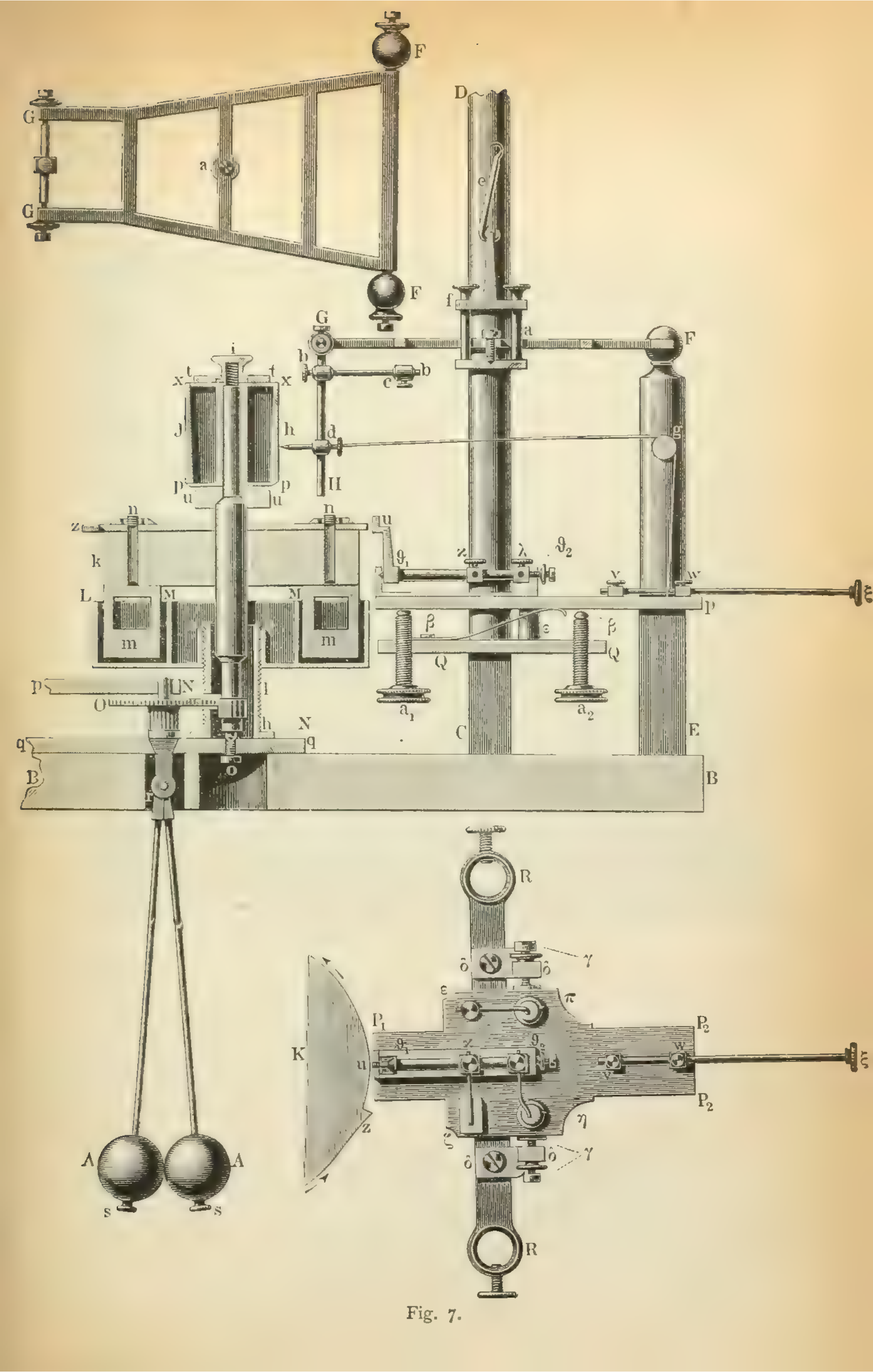


Fig. 7.

Schreibstifte angebracht, auf welcher der Muskel seine Zuckung aufschreibt. Dieses Instrument hat den Vortheil, dass durch dasselbe in jedem beliebigen Momente eine vollkommen gesetzmässige, wenn auch nicht gleichförmige Bewegung hervorgerufen werden kann. In jüngster Zeit ist von Burdon-Sanderson[1]) ein Myographion eigener Art gebaut

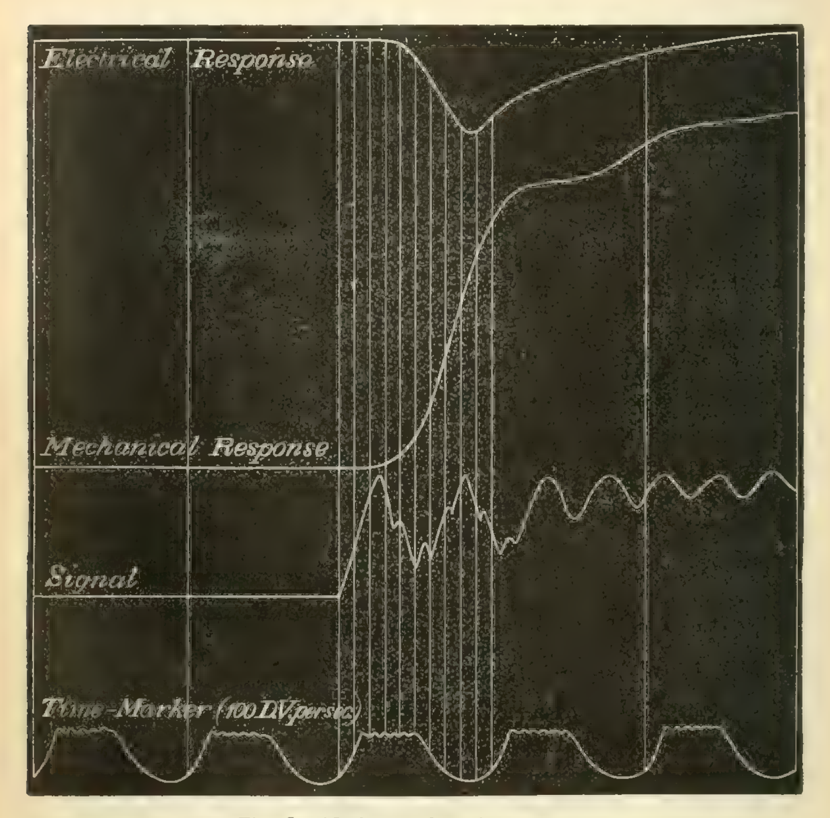


Fig. 8. Nach Burdon-Sanderson.

Electrical Response = plötzliche Negativität und gleich darauf folgende relative Positivität der muskulären Oberfläche des indirect gereizten Gastrocnenims. *Mechanical Response* = Anfang der Formveränderung der direct gereizten Stelle. *Signal.* Die horizontale Entfernung der eng anschliessenden verticalen Linien entspricht $^{1}/_{1000}$ Sec. Die erste Linie entspricht der Oeffnung des primären Kreises des Inductorium, d. h. dem Augenblick der Steigung. *Time-Marker* = Signal Deprès, im Kreise der Stimmgabel. Die photographischen Curven wurden copirt, zweimal vergrossert, durch Projectirung.

worden, bei welchem auf einer empfindlichen photographischen Platte, welche an einem Pendelmyographion befestigt ist, die vor einem Spalte

1) Burdon-Sanderson, Photographische Darstellung der mechanischen und elektrischen Veränderungen, welche während der sogenannten Latenzzeit im Muskel stattfinden.

Centralbatt f. Physiologie. Bd. IV. No. 7 1890 p. 185.

vom Muskel direct ausgeführten Bewegungen photographirt werden. Entweder lag das direct gereizte Muskelstück unmittelbar vor dem Spalt und die Veränderungen der Dicke wurden direct auf der photographischen Platte sichtbar gemacht oder es lag das eine Ende eines zweiarmigen Hebels am Muskel, durch welches auch der reizende Inductionsschlag ging und das andere Ende befand sich vor dem Spalte. Gleichzeitig wurden in dem Spalte die Bewegungen eines Capillarelektrometers projicirt, welcher die Negativschwankung sichtbar machte; ferner vibrirte vor demselben eine Stimmgabel, welche die Zeit markirte; endlich

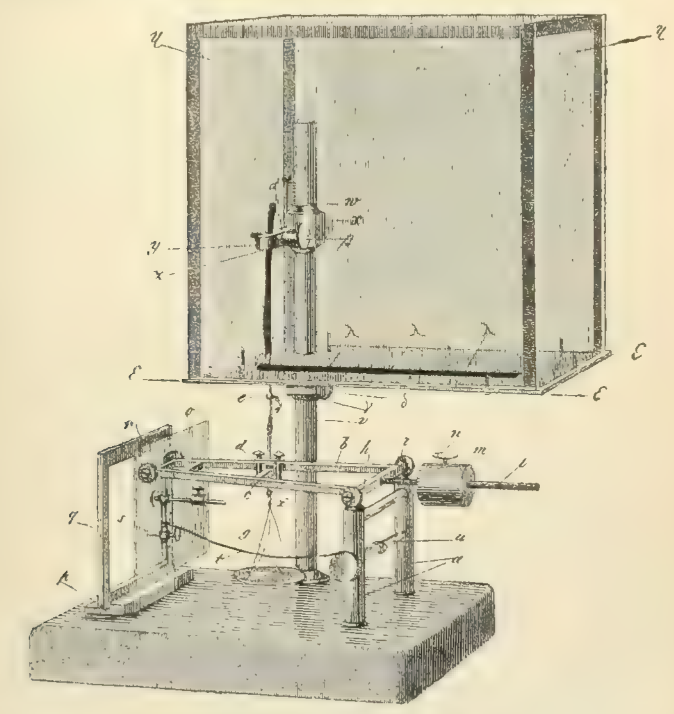


Fig. 9. Nach Pflüger.

befand sich vor demselben auch ein elektrisches Signal, welches den Reizmoment angab.

Mit diesen Instrumenten ist es möglich, z. B. das Latenzstadium der Muskelcontraction zur Anschauung zu bringen.

Handelt es sich nur darum, die Form der Zuckungscurve zur Anschauung zu bringen, so können die gewöhnlichen Kymographien benutzt werden, um den Muskel seine Curve auf die Schreibfläche derselben aufzeichnen zu lassen; so hat Funke[1]) z. B. die Formveränderungen der Zuckungscurve während der Ermüdung dargestellt.

1) Funke, Arch. f. d. ges. Physiclogie VIII, p. 13.

Werden ausschliesslich die Zuckungshöhen berücksichtigt, so wird das Pflüger'sche[1]) Myographion in der Regel verwendet. Dasselbe ist ähnlich dem Helmholtz'schen Myographion eingerichtet, nur wird als Schreibfläche eine ebene berusste Glasplatte, die während der Zuckung absolut ruhig steht, zwischen zwei Zuckungen aber durch eine entsprechende Einrichtung um kurze Strecken verschoben wird, sowie eine andere Reizvorrichtung verwendet[2]).

Ausser diesen beschriebenen, am häufigsten gebrauchten Myographien giebt es noch eine grosse Anzahl nach den verschiedensten mechanischen Principien zu demselben Zwecke construirter Apparate. So liess man den Muskel seine Contraction auf mit Stimmgabeln vibrirende Glasplatten oder auf rotirende Kreisflächen aufschreiben, oder auf Flächen, welche nach dem der Atwood'schen Fallmaschine zu Grunde liegenden Principe in gleichförmige Bewegung versetzt werden, oder welche durch eine gespannte Feder am Schreibhebel vorbei geworfen oder mit der Hand an demselben vorbei gezogen werden.

Ferner hat man Myographien construirt, bei welchen statt der

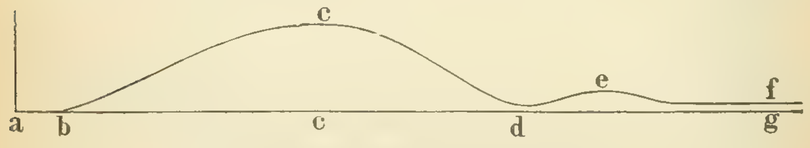


Fig. 10. Zuckungscurve nach Helmholtz.

Zuckung die Dickenveränderung des Muskels bei der Contraction graphisch dargestellt wird.

Schliesslich giebt es noch Myographien, bei welchen zwei Muskel antagonistisch auf den Schreibapparat einwirken, so dass ihre Leistungen direkt mit einander verglichen werden können.

Aus den von Helmholtz mit dem Myographion gezeichneten Curven ergiebt sich zunächst als Resultat, dass die Zuckung des Muskels nicht im Momente der Reizung erfolgt, sondern, dass zwischen der Reizung und dem Beginne der Zuckung ein Zeitraum von fast 0,01 Secunden liegt. G. Yeo[3]) fand die Latenzzeit des sich verkürzenden Gastrocnemius des Frosches im Mittel zu 0,0065 Secunden. Dieser Zeitraum wird als Stadium der latenten Reizung bezeichnet — Fig. 10 ab —. Mendelsohn[4]) giebt die Dauer des Latenzstadiums bei Reizung des Gastrocnemius beim Frosche mit 0,004—0,012 Secunden an; die Dauer dieses Stadiums wird durch schwache Reize, durch Ermüdung des Muskels,

---

1) Pflüger, Untersuchungen üer die Physiologie des Elektrotonus. Berlin 1859. pag. 106.

2) Funke, Ach. f. d. ges. Physiologie VIII, p. 219.

3) G. F. Yeo, Journ. of. Phys. IX 396.

4) Compt. rend. LXXXIX, p. 367.

Curare verlängert, durch Strychnin und Veratrin abgekürzt. Die auf das Stadium der latenten Reizung nun folgende Verkürzung des Muskels erfolgt Anfangs mit nur geringer Geschwindigkeit. Diese steigert sich aber im weiteren Verlaufe der Verkürzung beträchtlich, um dann wieder gegen das Ende der Zusammenziehung abzunehmen — Stadium der steigenden Energie — Fig. 10 b c. Die Dauer dieses Stadiums beträgt 0,03 bis 0,04 Secunden, und zwar verlängert sich seine Dauer mit der Stärke des Reizes und mit der Grösse der Ermüdung des Muskels. Der Curventheil Fig. 10 cd veranschaulicht das Stadium der sinkenden Energie, in welchem die Erschlaffung des Muskels in analoger Weise — anfangs langsam, dann schneller und zum Schlusse wieder langsam vor sich geht. Die Erschlaffung des Muskes läuft immer in etwas kürzerer Zeit ab als seine Verkürzung. Nach Vollendung der Zuckung geräth der Muskel in Folge seiner Elasticität noch in Nachschwingungen, welche sich an der Curve def als flache Erhebungen über die Abscisse zu erkennen geben — Stadium der elastischen Nachschwingungen. Aus der Curve ist noch weiter ersichtlich, dass der bloss mit einem leichten Hebelwerke, also der nur ganz gering belastete Muskel seine Länge nach beendeter Zuckung nicht mehr wiedererreicht, und wird diese Verkürzung als Verkürzungsrückstand (Hermann) (fg) bezeichnet. Werden hingegen an den Muskeln Gewichte angehängt, so wird dann die Zuckungs-Curve in der Art abgeändert erscheinen, dass das Stadium der latenten Reizung eine längere, die Zuckung selbst eine kürzere Zeit in Anspruch nimmt. Je grösser dann die Belastung ist, desto länger währt das Stadium der latenten Reizung und um so schneller ist die Zuckung selbst vollendet. Wird endlich der Muskel sehr überlastet, so zieht sich derselbe auf keinen Reiz hin mehr zusammen, und findet daher auch kein Heben der Gewichte mehr statt.

Ausser den angeführten sind es aber auch noch andere Einflüsse, von welchen der Verlauf einer Zuckung abhängig ist, so z. B. von der Ermüdung [Kronecker[1]), Funke[2])], von der Temperatur des Muskels und von dem Alter der Thiere.

So findet man bei Reizung des Muskels neugeborener Thiere [Soltmann[3])] oder abgekühlter Muskeln eine mehr gestreckte Zuckungscurve.

Es zeigen aber auch die Muskeln der verschiedenen Thierarten, dann die gleichen Muskeln bei verschiedenen Thieren, ja selbst die verschiedenen Muskeln ein und desselben Thieres einen verschiedenen Verlauf der Zuckung. So verläuft die Zuckungscurve der rothen Muskel des Kaninchens gestreckter als die der blassen, mehr Gerüstsubstanz enthaltenden Muskel. Danilewsky[4]) giebt hierfür eine Erklärung ab,

1) Kronecker, Monatsbericht d. Berl. Akad. 1870.

2) Funke, Arch. f d. g. Phys. VIII 1873.

3) Soltmann, Jahrbuch f. Kinderheilkunde. N. F. XI, 1877.

4) Danilewsky, Ueber die Abhängigkeit der Contractionsart der Muskeln von den Mengenverhältnissen einiger ihrer Bestandtheile. Zeitschr. f. phys. Chemie VII 124.

indem er behauptet, dass je grösser die Menge der Gerüstsubstanz in einem Muskel ist, um so schneller die Contractionen und Erschlaffungen in demselben verlaufen, um so energischer die Bewegungen ausgeführt werden. Knoll[1]) läugnet jedoch, dass in dem Zusammentreffen von Rothfärbung der Muskeln und einer trägen Zusammenziehung derselben ein ausnahmslos geltendes Gesetz erblickt werden könne. Rollet[2]) fand den Zuckungsverlauf der Dyticus-Muskel dem der blassen, den Zuckungsverlauf der Hydrophylus- und der Maikäfermuskel dem der rothen Kaninchenmuskel ähnlich. Richet[3]) fand zwischen den Zuckungscurven der Scheeren- und der Schwanzmusculatur des Krebses ähnliche Unterschiede, wie zwischen den Curven der rothen und blassen Kaninchenmuskel.

Der Tetanus.

Wirken auf einen Muskel statt eines einmaligen Reizes eine Reihe so schnell auf einander folgender Reize ein, dass derselbe zwischen den

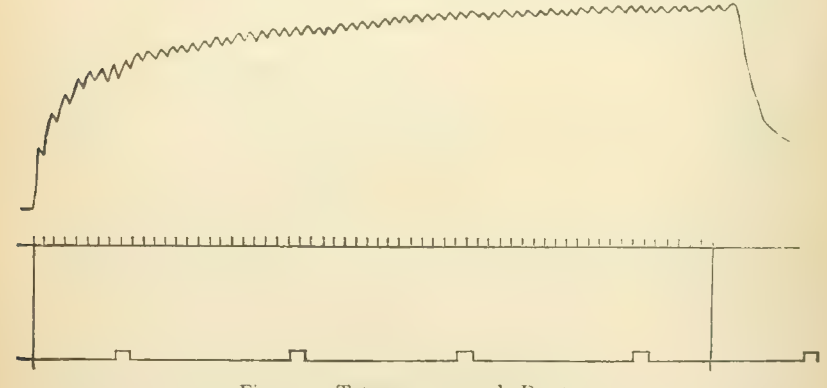


Fig. 11. Tetanuscurve nach Foster.

einzelnen Reizungen keine Zeit zur Verlängerung findet, so bezeichnet man diesen Zustand der Contraction des Muskels als Tetanus. Der Tetanus setzt sich demnach aus einer Reihe unvollkommener Zuckungen zusammen, und ist dieser als ein discontinuirlicher Verkürzungszustand aufzufassen.

Die Anzahl der Reize, welche auf einen Muskel einwirken müssen, um denselben in Tetanus zu versetzen, wird sehr verschieden angegeben, und kommt allen jenen Umständen, welche bei der einfachen Zuckung

1) Knoll, Sitzungsber. d. kais. Akad. d. Wissenschaften XCVIII Abth. III p. 461.

2) Rollet, Zur Kenntniss quergestreifter Muskeln, Sitzungsberichte der Kais. Akadem. der Wissensch. in Wien, 89. Bd. III. Abth. und Denkschriften der Kais. Akadem. der Wissensch. LIII.

3) Richet, Ch., Contributions à la physiologie des centres nerveux et des muscles de l'écrevisse. Arch. d. phys. norm. et pathol. 1879.

in Betracht gezogen wurden, auch beim Tetanus ein analoger Einfluss zu, so zwar, dass die zur Erzeugung desselben nothwendige Anzahl von Reizen um so geringer zu sein braucht, je gestreckter die Zuckungscurve der einzelnen Muskel sich darstellt. Es werden dementsprechend z. B. die rothen Kaninchenmuskeln schon bei einer Reizfrequenz von 4—10 p. Secunde, die blassen aber erst bei 20—30 Reizungen in tetanische Verkürzung versetzt [Kronecker und Stirling[1])]. Die Intensität des Tetanus wird mit zunehmender rascher Aufeinanderfolge der Reize eine immer bedeutendere und zwar so lange, bis die Reizung eine Maximalgeschwindigkeit erreicht hat. Wirken nun sehr rasch nacheinander Inductionsströme auf den Muskel ein, so zeigt derselbe von da ab keine dauernde Contraction mehr, sondern es tritt an demselben eine Zuckung nur im Beginne [Bernstein's[2]) Anfangszuckung] und am Schlusse der Erregung auf [Endzuckung — Engelmann[3]), Grünhagen[4])]. Der Muskel zeigt nun ein Verhalten, als wenn auf denselben ein constanter Strom einwirken würde. Bei welcher Anzahl von Reizen in der Secunde diese Maximalgeschwindigkeit der Reizung erreicht wird, ist schwer zu entscheiden, da man selbst noch bei einer Reizfrequenz von über 24 000 p. Secunde Tetanus auftreten sah [Kronecker und Stirling[5])].

Das Muskelgeräusch.

Bei dem Tetanus des Muskels wird infolge der Discontinuität der Contraction ein eigenthümliches, dumpfes Geräusch wahrgenommen — das Mukelgeräusch, der Muskelton.

Ein solches Geräusch wird auch dann gehört, wenn, während das eine Ohr verstopft ist, die Spitze eines Fingers luftdicht in den äusseren Gehörgang des anderen Ohres gesteckt und nun die Muskel der Hand oder der Biceps rasch zur Contraction gebracht werden. Dieses Geräusch wird nach Helmholtz auch wahrgenommen, wenn die Kaumuskel rasch contrahirt werden. An dieser Stelle soll auch bemerkt werden, dass der erste Herzton hauptsächlich ebenfalls als ein soches Muskelgeräusch aufzufassen ist (Williams).

Wird ein Muskel durch künstliche Reize in Tetanus versetzt, so entspricht die Schwingungszahl des hierbei entstehenden Muskeltones genau der Anzahl der angewendeten Reize; wird der Muskel jedoch willkürlich contrahirt, so entspricht der Ton, welcher nun zur Wahrnehmung gelangt, einer Anzahl von 36—40 Schwingungen p. Secunde. Diese Schwingungszahl gehört jedoch nur dem ersten Obertone eines allerdings nur sehr schwer hörbaren Grundtones an, welchem wiederum

1) Kronecker u. Stirling, Die Genesis des Tetanus, Arch. f. A. u. Ph., 1878.
2) Arch. f. d. ges. Phys., V 1872 u. XVII 1878.
3) Arch. f. d. ges. Phys., IV 1871.
4) Arch. f. d. ges. Phys., VI 1872.
5) l. c.

18—20 Schwingungen in der Secunde entsprechen sollen. Helmholtz[1]), welchem wir die diesbezüglichen Untersuchungen verdanken, nimmt dementsprechend an, dass der natürliche Contractionszustand des Muskels durch 18—20, wahrscheinlich durch 19,5 Reize hervorgerufen werde und infolge dessen auch die natürliche Contraction als eine tetanische aufzufassen wäre.

Ein weiterer Beweis für die Discontinuität der tetanischen Contraction ist von du Bois-Reymond durch die Entdeckung des secundären Tetanus erbracht worden. Bringt man nämlich den Nerven eines Muskels mit dem Quer- und Längsschnitte eines zweiten Muskels in Berührung, so verfällt bei tetanischer Contraction des ersteren Muskels auch der andere in Tetanus (secundärer Tetanus).

Da bisher ein secundärer Tetanus von natürlich contrahirten Muskeln nicht zu erhalten war, und auch nach Helmholtz das bei der natürlichen Contraction wahrzunehmende Geräusch ein Resonanzton des Ohres ist, so fehlt bis jetzt der directe Nachweis dafür, dass die natürliche Contraction auch eine discontinuirliche ist, wenngleich diese Annahme sehr viel Wahrscheinlichkeit für sich hat. Herroun und Yeo sowie Mac William[2]) behaupten übrigens, dass auch eine einzelne Muskelzuckung einen deutlichen Ton hervorzubringen vermöge.

Die Fortpflanzung der Zusammenziehung.

Die Contraction, welche durch einen directen Reiz hervorgerufen wird, pflanzt sich im Muskel in Form einer Welle seiner ganzen Länge nach fort; nur dann, wenn derselbe durch soganannte sehnige Inschriften (Inscriptiones tendineae) durchsetzt ist, behindern diese ein Weiterschreiten der Contractionswelle.

Aeby[3]) fand die Fortpflanzungsgeschwindigkeit der Contraction im Froschmuskel mit 1,0 *m* p. Secunde. Bernstein[4]) und Valentin[5]) bestimmten dieselbe mit 3—4 *m* und Hermann[6]) mit 2,7 *m* p. Secunde im Mittel.

Bei Warmblütern ist die Leitungsgeschwindigkeit im Muskel durchschnittlich erheblich grösser, und beträgt dieselbe an ausgeschnittenen Kaninchenmuskeln 2—6 *m* p. Secunde [Bernstein und Steiner[7])].

1) Helmholtz, Monatsbericht d. Berl. Akad. 1864, Arch. f. Anat. u. Phys. 1864, Verhandl. d. naturhist. med. Vereines 1868.

2) Mac William, Centralbl. f. d. med. Wissensch. 1887, Nr. 36, pag. 657.

3) Aeby, Die Fortpflanzungsgeschwindigkeit der Reizung in der quergestreiften Muskelfaser, Arch. f. Phys. X, 8 u. 9, 468.

4) Bernstein, Ueber den Einfluss der Reizfrequenz auf die Entwickelung der Muskelkraft, Arch. f. Anat. u. Phys. 83, Suppl. 88.

5) Valentin, Arch. f. d. ges. Phys. IV, 1871.

6) Hermann, Bemerkungen zur Fortpflanzungsgeschwindigkeit der Erregung im Muskel, Arch. f. d. ges. Phys. X 12, 639, 1874.

7) Bernstein u. Steiner, Ueber Fortpflanzung der Contraction und der negativen Schwankung im Säugethiermuskel, Arch. f. Anat. u. Phys. 76, 5, 526.

Am Herzmuskel ist dieselbe eine langsamere als an den anderen quergestreiften Muskeln und scheint es überhaupt, als ob dieselbe an den verschiedenen Muskeln ein und desselben Thieres eine verschiedene wäre in analoger Weise, wie der Verlauf der Muskelzuckung selbst. Für diese Annahme spricht schon die Beobachtung, dass durch Einwirkungen der Kalte, der Ermüdung und einzelner Gifte, so des Veratrim, die Geschwindigkeit des Ablaufes der Contraction verringert wird.

Die Contractionswelle pflanzt sich von der gereizten Stelle aus nach beiden Seiten hin gleichmässig fort. Eine Ausnahme hiervon ergiebt sich nur, wenn Muskeln, die dem Absterben nahe sind, einem intensiven directen Reize unterworfen werden. Ein solcher mechanischer oder chemischer oder elektrischer Reiz ruft bei diesen Muskeln eine locale, wulstförmige Verdickung hervor, welche sich durch einige Zeit als solche erhält — idiomusculäre Contraction (Schiff[1]). — Wird ein Muskel gleichzeitig an seinen beiden Enden elektrisch gereizt, so findet eine vollkommen gleichzeitge Contraction aller seiner Fasern statt.

Die verkürzende Kraft, die Hubhöhe und die Arbeitsleistung des Muskels.

Die Grösse einer jeden mechanischen Arbeit kommt gleich dem Producte der in Bewegung gesetzten Last und des zurückgelegten Weges. In Anwendung dieses Satzes der Mechanik auf die bei der Muskelcontraction zu leistende Arbeit ergiebt sich, dass dieselbe einerseits von der Grösse einer gehobenen Last — Kraft des Muskels — und andererseits von der Höhe abhängig ist, bis zu welcher die Last gehoben wird — Hubhöhe. Diese beiden Momente, aus welchen sich die Arbeitsleistung des Muskels zusammensetzt, sind wieder abhängig von seiner Länge und von seinem Querschnitte, d. h. von der Anzahl der nebeneinander liegenden Muskelfasern, vorausgesetzt dieselben sind gleichlaufend. Die Länge des Muskels wird gebildet durch die hintereinander liegenden Muskelfasern. Da sich eine jede solche Faser bei der Contraction um ein bestimmtes verkürzt, so wird auch die Gesammt-Verkürzung eines jeden Muskels eine um so bedeutendere sein, je mehr Muskelfasern hintereinander liegen, d. h. je länger ein Muskel ist. Da ferner eine jede Muskelfaser nur ein bestimmtes Gewicht zu heben im Stande ist, so wird das zu hebende Gesammtgewicht ein um so grösseres sein können, je mehr Muskelfasern nebeneinander liegen. Sind in einem Muskel die Fasern nicht parallel gelagert, so wird es nothwendig sein, damit man seine Arbeitsleistung ermitteln kann, zunächst die Querschnitte seiner sämmtlichen Fasern und auf diese Weise seinen physiologischen Querschnitt zu bestimmen. Für einen Muskel, dessen Fasern annähernd gleich lang sind, erhält man denselben, wenn man das Volumen des Muskels durch seine Faserlänge theilt. Das Volumen wieder wird gewonnen, wenn man das absolute Gewicht durch das specifische

1) Schiff, Lehrbuch der Muskel-Nervenphysiologie, 17.

Gewicht (1,058) dividirt. Für den Pferdemuskel wird von V. Hofmeister das specifische Gewicht mit 1,064, für den Muskel des Rindes mit 1,067 und jenen des Hundes mit 1,063 angegeben.

Je weiter die Verkürzung an einem Muskel fortgeschritten ist, um so geringere Lasten ist derselbe dann zu heben im Stande, so dass er bei seiner grössten Verkürzung nur verhältnissmässig geringfügige Gewichte zu heben vermag. Belastet man einen Muskel mit immer grösseren Gewichten, so gelangt man schliesslich zu einer Grenze, über welche hinaus der Muskel die Last nicht mehr zu heben im Stande ist, ohne aber über seine Ruhelänge hinaus gedehnt zu werden.

Bezieht man hierbei die Kraft des Muskels auf 1 *qcm* seines Querschnittes, so erhält man jene Krafteinheit, welche man als absolute Muskelkraft (Ed. Weber) bezeichnet. Dieselbe ist für den Froschmuskel mit 2,8—3 *kg* [Rosenthal[1])], für den Muskel des Menschen mit 7—8 *kg* [Henke[2]) und Knorz[3])] oder 9—10 *kg* [Koster[4])], für den Muskel des Pferdes mit 10—30 *kg* [Colin[5])] angegeben worden. Redtenbacher berechnet die Arbeitsleistung auf 1 *kg* Mensch in einer Secunde mit 0,157 *kg*, 1 *kg* Ochs mit 0,172, 1 *kg* Pferd mit 0,261 und schliesst daraus, dass die Arbeitsleistung des Ochsen nur wenig bedeutender ist als die des Menschen, die Arbeitsleistung des Pferdes diese aber bedeutend übertrifft.

Die Muskelkraft ist bei den einzelnen Thieren eine sehr verschiedene und scheinen insbesondere die Muskeln der Warmblüter kräftiger zu sein als die der Kaltblüter; bei weissen Muskeln ist die Hubhöhe und die absolute Kraft der Einzelzuckung grösser, die absolute Kraft und der Betrag der tetanischen Verkürzung jedoch kleiner als bei den rothen Muskeln [Grützner[6])]. Durch Curare soll die absolute Kraft des Muskels vermindert, durch Veratrin vermehrt werden [Overend[7])]. Hier mag noch die Thatsache Erwähnung finden, dass Uebung die specifische Kraft des Muskels vergrössert, Ermüdung dieselbe herabmindert.

Bei der tetanischen Contraction leistet der Muskel nur während des Hebens eines Gewichtes Arbeit. Da jedoch im weiteren Verlaufe des Tetanus das Gewicht bloss auf der erlangten Hohe erhalten wird, so hört hiebei jede mechanische Arbeitsleistung auf oder richtiger gesagt, erscheint dieselbe nur mehr in Form von Wärmebildung.

---

1) Rosenthal, Ueber die Arbeitsleistung der Muskeln. Arch. f. Anat. u. Phys. 1880, 187.

2) Henke, Ztsch. f. rat. Med. XXIV 1865, XXXIII 1868.

3) Knorz, Ein Beitrag zur Bestimmung der absoluten Muskelkraft.

4) Koster, Nederl. Arch. v. Genees-en Natuurk. III 1867, cit. n. Hermann.

5) Colin, Tr. phys. compar, T. I, pag. 470.

6) Grützner, Breslauer ärztl. Zeitschr. 1887, No. 1, pag. 1.

7) Overend, Arch. f. experiment. Pathologie u. Physiologie XXVI, 1, pag. 1.

Die Erregbarkeit und die Erregung des Muskels.

Der Muskelsubstanz kommt in analoger Weise wie dem Protoplasma die Eigenschaft zu, durch bestimmte Einwirkungen aus dem Ruhezustande in den Zustand von Erregung überzugehen. Diese Eigenschaft des Muskels bezeichnet man als seine Erregbarkeit und die Einwirkungen selbst als Muskelreize.

Der Muskel kann in zweifacher Weise in den Erregungszustand versetzt werden, nämlich mittelbar und unmittelbar. Die mittelbaren Reize umfassen alle Einwirkungen, welche dem Muskel durch den ihm zugehörigen Nerven übermittelt werden — indirecte Reizung. — Die unmittelbaren Reize vermögen den Erregungszustand ohne Vermittlung des Nerven hervorzurufen — directe Reizung. — Die Möglichkeit für die Wirkung einer solchen directen Reizung findet ihre Erklärung in dem Nachweise jener Eigenschaft des Muskels, vermöge welcher derselbe ganz unabhängig vom Nerveneinflusse in den Zustand der Erregung versetzt wird und welche als directe Erregbarkeit des Muskels bezeichnet werden kann. Ihren Nachweis findet dieselbe in dem Zustandekommen der idiomuskulären Contraction.

Als Muskelreize wirken

1. Jener Reiz, welcher im lebenden Thierkörper die natürliche Contraction des Muskels auslöst. Dieser Reiz, dessen Wesen bisher nicht bekannt ist, erfolgt auf den Muskel durch Vermittlung des motorischen Nerven.

2. Mechanische Reize. So bringen z. B. plötzliche Dehnung, Stoss, Schlag, Schnitt, Quetschung und dergleichen den Muskel zur Contraction.

3. Thermische Reize. Durch die Einwirkung höherer Wärmegrade — und zwar gilt dies zunächst nur für einen ausgeschnittenen Froschmuskel — wird die Erregbarkeit des Muskels im Allgemeinen gesteigert.

Aber erst bei weiterer Zunahme der Temperatur beginnt sich der Muskel zu contrahiren und geht endlich, wenn die Temperatur 45° C. überschritten hat in den Zustand der Wärmestarre über. — Als Reiz wirkt auch die plötzliche Erwärmung, wie sie beim Hineinwerfen des Muskels in eine warme, sonst indifferente Flüssigkeit stattfindet. Durch Temperaturabnahmen bis auf 0° wird die Erregbarkeit des Muskels ebenfalls gesteigert und tritt bei noch weiterer Abkühlung Starre im Muskel auf. Ausser diesen Veränderungen in der Erregbarkeit findet am lebenden Frosch- und Säugethiermuskel bei Temperaturen von 2 bis 28° C. bei Erwärmung eine Verkürzung, bei Abkühlung des erwärmten Muskels wieder eine Verlängerung desselben statt [Schmulewitsch[1]), Samkowy[2])]. Die Ursache für dieses Verhalten soll darin

---

1) Schmulewitsch, Centralbl. f. d. med. Wissensch. 1870.

2) Samkowy, Arch. f. d. g. Phys. IX, 1874.

gelegen sein, dass die Elasticität des Muskels durch die Erwärmung vermehrt wird.

4. Chemische Reize. Als solche wirken alle jene Substanzen, welche mit dem Muskel in directe Berührung gebracht, seine chemische Zusammensetzung ändern. Als solche chemische Reize wirken das destillirte Wasser, die Mineralsäuren selbst bei geringen Concentrationsgraden, die Alkalien, das Ammoniakgas schon in Spuren, die concentrirten Lösungen der neutralen Salze und besonders jene der schweren Metalle. Von organischen Substanzen wirken als Reize die organischen Säuren bei hinlänglicher Concentration, die Galle, der Aether, der Alcohol, die Milchsäure und das Glycerin. Ausser dem Ammoniakgas wirken, wie Kühne und Jani[1]) nachgewiesen haben, noch andere Gase und Dämpfe als Muskelreize. So das Chlor, das Brom, die Salzsäure, die Untersalpetersäure, das Schwefeldioxyd, das Chloroform, der Schwefelkohlenstoff, die Kohlensäure u. A.

Die chemischen, sowie die mechanisch wirkenden Reize finden als Muskelreize nur einen ganz beschränkten Gebrauch. Es wird nämlich bei Verwendung derselben wohl eine streng localisirte Erregung bewirkt werden können, aber die Erregbarkeit der gereizten Stelle wird vermindert oder selbst ganz vernichtet. Eine Ausnahme hiervon ist durch die allgemeine Eigenschaft der Muskelsubstanz gegeben, auf continuirliche chemische Reizungen durch Alkalien mit rhythmischen Contractionen zu antworten [Kühne[2]) 5,0 Kochsalz, 2,5 Natriumphosphat in 1 Ltr. Wasser; — Biedermann[3]) 5,0 Kochsalz, 2—2,5 phosphorsaures Natron und 0,4—0,5 kohlensaures Natron auf 1 Ltr. Wasser]. —

5. Elektrische Reize. Leitet man einen constanten galvanischen Strom durch den Muskel, so wird die Erregbarkeit desselben abgeändert und zwar in analoger Weise wie im Nerven, nämlich an der Kathode erhöht, an der Anode herabgesetzt; Zusammenziehungen des Muskels werden erst bei Aenderungen in der Stromdichte hervorgerufen und erfolgt bei der Schliessung und Oeffnung des Stromes eine Zuckung des Muskels durch directe Erregung seiner Substanz. In gleicher Weise werden Muskelcontractionen bei Anwendung von Inductionsströmen hervorgerufen. Abgesehen davon, dass bei Verwendung elektrischer Ströme die Grösse des in Anwendung kommenden Reizes genau bestimmt werden kann, liegt auch der Vortheil dieser Art von Reizungen darin, dass die örtliche Muskelerregbarkeit dabei am wenigsten beeinträchtigt wird.

Bezüglich der Grösse der Erregbarkeit des Muskels machen sich verschiedene Einflüsse geltend. So sind die Muskeln bei jener Tempe-

1) Kühne (nach Versuchen von C. Jani), Ueber chemische Reizungen. Unters. aus dem phys. Inst. Heidelberg IV.

2) Kühne, Unters. aus dem phys. Inst. zu Heidelberg, III. Bd.

3) Biedermann, Ueber rhythmische durch chem. Reize bedingte Contraction quergestreifter Muskel, Sitzungsbericht der Wiener Akad. 1880, 3. Abth., LXXXII.

ratur, welche jeder einzelnen Thierart als mittlere Körpertemperatur zukommt, am erregbarsten. Abänderungen dieser Temperatur, sowohl das Ansteigen als auch das Abfallen derselben vermindern die Reizbarkeit. Ob aber zwischen der Erregbarkeit der Kalt- oder Warmblütermuskeln ebenfalls Unterschiede herrschen, ist bisher nicht bekannt, wohl aber sind die weissen Muskeln erregbarer als die rothen, die Beuger erregbarer als die Strecker (Grützner[1]). Von einem gewissen Einfluss auf die Erregbarkeit scheint das Alter der Thiere zu sein, da Soltmann[2]) die Muskeln Neugeborener weniger reizbar fand als solche, welche schon älteren Thieren angehörten.

Die Grösse der Irritabilität ist ferner noch abhängig von der Blutversorgung, wie dies durch Versuche an Kaninchen von Schmulewitsch[3]) nachgewiesen ist. Die hierbei gewonnenen Resultate werden von demselben dahin zusammengefasst, dass durch Hyperaemie die Erregbarkeit der Muskel verringert, durch Anaemie gesteigert wird, und zwar übt die Anaemie ihre Wirkung nicht auf die Nervenendigungen, sondern auf die Muskelsubstanz selbst aus.

A. J. Kunkel[4]) macht auf Grund seiner Durchströmungsversuche an Froschmuskeln mit 0,6 pCt. Kochsalzlösung, welcher verschiedene andere Substanzen, so z. B. Kalisalpeter, Digitalistinctur und dergl. beigemengt waren, darauf aufmerksam, dass im Allgemeinen der trockenere, leichtere Muskel eine gesteigerte, der wasserreichere, schwerere Muskel eine herabgesetzte Reizbarkeit und Leistungsfähigkeit zeigt. — Von Einfluss auf die Grösse der Erregbarkeit des Muskels ist es auch, ob derselbe häufiger zur Arbeitsleistung herangezogen wird oder nicht, indem durch öftere und energische Thätigkeit das Volumen und die Kraft des Muskels zunehmen, bei geringerer Verwendung abnehmen. Eine Bestätigung hierfür ist durch den Erfolg der systematisch durchgeführten Muskelübungen gegeben, wie sie bei dem Training der Pferde als Vorübung für die Rennbahn vorgenommen werden. Welcher Einfluss hierbei der Art und Weise der Ernährung zugeschrieben werden muss, ist nicht sichergestellt.

Die Grösse der Erregbarkeit des Muskels ist auch ferner noch davon abhängig, ob derselbe mit dem Nervensystem in Verbindung steht oder nicht. Werden nämlich die Nerven eines Muskels durchschnitten, so zeigt sich als Folge dieser Durchschneidung schon nach wenigen Tagen die Erregbarkeit zunächst herabgesetzt; darauf folgt dann ein Stadium einer Erhöhung der Irritabilität, besonders für mecha-

1) Grützner, Zur Physiologie und Histologie der Skeletmuskeln, Bresl. ärztliche Zsitschrift 1883 Nr. 24.

2) Soltmann, l. c.

3) Schmulewitsch, Ueber den Einfluss des Blutgehaltes der Muskeln auf deren Reizbarkeit, Arch. f. A. u. Phys. 79, 479.

4) A. J. Kunkel, Ueber eine Grundwirkung von Giften auf die quergestreifte Muskelsubstanz. Arch. f. d. g. Phys. XXXVI, 353.

nische Reize. Allmählich nimmt die Reizbarkeit wiederum ab, um schliesslich nach Monaten vollständig zu verschwinden. In Folge dieses durch die Durchschneidung hervorgerufenen Lähmungszustandes treten am Muskel auch morphologische Veränderungen auf, indem derselbe immer mehr und mehr an Volumen abnimmt und schliesslich vollständig atrophirt.

Eine Veränderung in der Erregbarkeit der Muskelsubstanz ergiebt sich auch dann, wenn der Muskel dem lebenden Thierkörper entnommen wird. Unmittelbar nach der Isolirung des Muskels ist seine Irritabilität etwas erhöht, nimmt aber dann allmälig ab, und zwar erfolgt diese Abnahme im Beginne rascher als im weiteren Verlaufe Schliesslich verschwindet die Erregbarkeit vollkommen. Diese Veränderungen treten an den Muskeln der Warmbluter rascher auf als bei solchen wechselwarmer Thiere. Bei der Einwirkung von niedrigen Temperaturen bleibt die Erregbarkeit längere Zeit erhalten. Uebrigens erfolgt die Abnahme der Irritabilität an den einzelnen Muskeln desselben Thieres nicht gleichmässig. So ist namentlich der Herzmuskel noch immer erregbar, während die Erregbarkeit an den anderen Muskeln bereits gänzlich verschwunden ist.

Die Ermüdung und die Erholung des Muskels.

Jene Veränderungen, welche durch eine jede Contraction des Muskels hervorgerufen werden, summiren sich bei anhaltender Arbeit desselben dahin, dass seine Erregbarkeit und seine Leistungsfähigkeit sich vermindert, wie sich dies auch schon im lebenden Thierkörper bei intensiver und langdauernder Arbeit äussert. Dieses Verhalten des Muskels bezeichnet man als seine Ermüdung. Bei zunehmender Ermüdung werden entsprechend der Herabminderung der Erregbarkeit immer grössere Reize nothwendig, um überhaupt noch Contractionen auszulösen.

Die Verminderung der Leistungsfähigkeit giebt sich zunächst darin zu erkennen, dass bei gleichbleibender Belastung eines Muskels die Hubhöhen mit der zunehmenden Zahl der Zuckungen abnehmen, und zwar ist die Abnahme der Hubhöhe eine um so grössere, je schneller die Zuckungen auf einander folgen; die Zeit, innerhalb welcher jede einzelne Zuckung abläuft, ist eine längere. Die absolute Kraft des ermüdeten Muskels ist derart verringert, dass dieser grössere Lasten nicht mehr zu heben im Stande ist. Wie es Grützner[1]) für den Gastrocnemius des Frosches nachgewiesen hat, geht die Schnelligkeit der Ermüdung parallel der Erregbarkeit und der Geschwindigkeit des Zuckungsablaufes. Die Beugemuskeln ermüden rascher als die Streckmuskeln. Da die Grösse der Ermüdung auch von der Grösse und der Dauer der Arbeit des Muskels abhängig ist, so nimmt dementsprechend mit der steigenden Belastung auch die Ermüdung zu und wird dieselbe dann am grössten

1) Grützner, l. c.

sein, wenn die Last, welche der Muskel heben soll, so bedeutend wird, dass er sie trotz eintretender Contraction nicht zu heben vermag. Den Grund für diese Erscheinung findet Heidenhain[1]) in dem grösseren Stoffumsatze und in der gesteigerten Säurebildung im Muskel.

Die Ermüdung des Muskels wird überhaupt stets durch Ansammlung verschiedener Umsetzungsproducte hervorgerufen, welche als Producte des Stoffwechsels im thatigen Muskel anzusehen sind. Als solche wirken nach Ranke[2]) die Milchsäure, die Kohlensäure und das saure phosphorsaure Kali. Die Richtigkeit dieser Annahme ergiebt sich aus der Thatsache, dass durch Injectionen von verdünnter Milchsäure in die Gefässe eines Muskels die Erscheinungen der Ermüdung hervorgerufen werden. Ein gleiches Resultat erhielt Ranke[3]) nach Injection einer Lösung von saurem phosphorsauren Kali. Wird die, durch diese Injection hervorgerufene saure Reaction durch Einspritzungen von Blut oder einer 0,7 procentigen Kochsalzlösung, welche durch kohlensaures Natron schwach alkalisch gemacht wurde, neutralisirt, so wird die Ermüdung beseitigt und die frühere Erregbarkeit des Muskels wiederhergestellt.

Die Ermüdung des Muskels kann fernerhin dadurch beseitigt werden, dass man denselben künstlich von sauerstoffreichem Blut durchströmen lässt. Hierdurch werden einerseits jene Stoffwechselproducte, welche die Ermüdung hervorrufen, entfernt und andererseits bekommt dadurch der Muskel jene Sauerstoffmenge, welche derselbe zur Erhaltung seiner Erregbarkeit bedarf. Es werden dabei dem Muskel aber auch jene Stoffe zugeführt, welche den Ersatz für die bei der Contraction verwendeten Substanzen bilden sollen.

Im lebenden Thierkörper ist ebenfalls eine Einrichtung getroffen, durch welche der Eintritt der Ermüdung für einige Zeit wenigstens verzögert wird. Bei der Contraction des Muskels erweitern sich, wie dies von Sczelkow[4]) nachgewiesen wurde, seine Gefässe so, dass derselbe von einer grösseren Blutmenge durchströmt wird. Hierdurch erfolgt, wie bei der künstlichen Durchblutung des Muskels, eine grössere Sauerstoffzufuhr und werden auch gleichzeitig die Producte des durch die Contraction gesteigerten Stoffwechsels hinweggeführt.

Die Muskelstarre (Todtenstarre).

Wird ein Muskel aus dem Körper herausgeschnitten, so treten an demselben nach und nach folgende Veränderungen auf. Zunächst beobachtet man an dem Muskel eine Verkürzung und Verdickung, wobei unter gleichzeitiger Zunahme des specifischen Gewichtes sein Volumen

1) Heidenhain, Mechanische Leistungen etc. bei der Muskelthätigkeit 1864.

2) Ranke, Arch. f. Anat. u. Phys. 1863, 1864, Centralbl. f. d. med. Wissensch. 1865, Tetanus Leipzig 1865.

3) Ranke, l c.

4) Sczelkow, Zur Lehre vom Gasaustausch in verschiedenen Organen, Sitzungsberichte d. k. Akademie in Wien XLV B. 3. Abth. 1862.

etwas vermindert wird. Die Dehnbarkeit des Muskels ist nun verringert, seine Elasticität dementsprechend grösser, jedoch ist dieselbe bedeutend weniger vollkommen. Die Festigkeit hat zugenommen, so dass es nun einer grösseren Belastung bedarf, um den Muskel zu zerreissen. Gleichzeitig mit diesen Veranderungen wird der Muskel immer starrer und ist seine Erregbarkeit vermindert und schliesslich aufgehoben. Ein derart veränderter Muskel fühlt sich teigig an, ist getrübt und undurchsichtig, reagirt sauer (du Bois-Reymond[1]), und entwickelt gleichzeitig freie Kohlensäure.

Das Auftreten der sauren Reaction ist durch die Umwandlung des Fleischzuckers, welcher sich aus dem Glycogen des Muskels gebildet hatte, in Milchsäure bedingt; dementsprechend muss daher nach dem Tode die Menge des Glycogen abnehmen (O. Nasse[2]), Takács[3]).

Nach Böhm[4]) jedoch nimmt der Glycogengehalt im Muskel durch die Starre allein nicht ab, sondern erst dann, wenn zu dieser die Fäulniss hinzutritt, ohne indess vollständig zu verschwinden und könne dementsprechend auch das Glycogen nicht das Material zur Milchsäurebildung liefern. Ob die Milchsäurequelle in den Eiweisskörpern zu suchen sei, wie dies Demant[5]) für die Inanitionszustände bei Thieren annimmt, bleibt fraglich.

Die eben angeführten Veränderungen, wie sie an einem, dem lebenden Körper entnommenen Muskel auftreten, sind Erscheinungen jenes Zustandes, welchen man als Muskelstarre bezeichnet. Brücke[6]) hat zuerst darauf hingewiesen, dass die Veränderungen bei der Muskelstarre auf einer Gerinnung in der Muskelsubstanz selbst beruhen. Der Nachweis jener Substanz, welche hierbei zur Ausscheidung kommt, ist zuerst Kühne[7]) gelungen, welcher dieselbe als Myosin bezeichnete. Bei dem durch die Ausscheidung des Myosin erfolgenden Starrwerden des Muskels wird auch Wärme frei, welche hauptsächlich durch die hierbei ablaufenden chemischen Prozesse erzeugt wird.

Dieselben Veränderungen, welche am ausgeschnittenen Muskel die Erscheinungen der Muskelstarre hervorrufen, treten auch an den Muskeln des lebenden Thieres dann ein, wenn die Blutzufuhr zu denselben aufgehoben ist, und zwar bei Warmblütern sehr rasch, bei Kaltblütern jedoch erst nach einigen Tagen. Von Einfluss auf die Geschwindigkeit

---

1) du Bois-Reymond, Monatsbericht der Berliner Akademie 1859.

2) O. Nasse, Beiträge zur Physiologie der contractilen Substanz, Arch. f. d. ges. Phys., 2. Bd. u. 14. Bd.

3) A. Takács, Beitrag zur Lehre von der Oxydation im Organismus, Zeitschr. f. phys. Chemie, 2. Bd.

4) Böhm, Ueber das Verhalten des Glycogen und der Milchsäure im Muskelfleisch, Arch. f. d. ges. Phys., 23. Bd. u. 46. Bd.

5) Demant, B., Zur Kentniss der Extractivstoffe der Muskeln, Zeitschr. f. phys. Chemie, 3. Bd.

6) Brücke, Arch. f. Anat. u. Phys. 1842.

7) Kühne, Arch. f. Anat. u. Phys. 1859.

des Eintrittes der Muskelstarre ist im Allgemeinen die Temperatur insoferne, als durch Abkühlung der Eintritt der Starre hinausgeschoben, durch höhere Temperaturen aber beschleunigt wird.

Eine Beschleunigung des Eintrittes der Erstarrung tritt ebenfalls ein infolge vorausgegangener Dehnungen oder Contractionen auch dann, wenn sie durch mechanische Reizungen, Misshandlungen (Quetschen, Zerren, Zerreissen u. dergl.) hervorgerufen wurden. —

Der Muskelstarre ähnliche Veränderungen zeigt der Muskel nach Einwirkung verschiedener chemischer Substanzen (chemische Starre, O. Nasse[1]), so nach Säuren, Veratrin, Chloroform, Chinin, Digitalis etc. Unter Einwirkung des destillirten Wassers verfällt der Muskel in eine Form der Starre (Wasserstarre), welche jedoch mit der spontanen Starre übereinstimmen dürfte, da bei derselben der Muskel eine saure Reaction (du Bois-Reymond) annimmt.

Bei Temperaturen von 40—45° C. für den Kaltblüter- und von 49 bis 53° C. für den Warmblütermuskel verfallen die Muskeln in einen Zustand von Erstarrung — Wärmestarre — welcher nach Kühne[2]) durch Coagulation eines nicht spontan gerinnenden Eiweisskörpers bedingt wird.

In einen der Muskelstarre gleichen Zustand verfallen die Muskeln auch nach dem Absterben des thierischen Organismus und verursachen hierdurch jene Erscheinungen, welche man als Leichenstarre — Todtenstarre bezeichnet. Die hierbei in den Muskeln erfolgende Ausscheidung des Myosin beruht nach Schipiloff[3]) in der postmortalen Säureentwickelung im Gewebe. Uebrigens werden auch als Ursache der Todtenstarre Spaltungsprocesse in der Muskelsubstanz angenommen unter Bildung von Fermenten (Fibrinferment). Die Erstarrung beginnt an den Kopfmuskeln (Anziehen des Hinterkiefers) und verbreitet sich dann fortlaufend von vorne nach rückwärts über die Musculatur des Nackens, des Halses, des Rumpfes, dann über jene der vorderen und schliesslich der hinteren Extremitäten. Dieses sogenannte Nysten'sche Gesetz für die Reihenfolge, in welcher die einzelnen Muskelgruppen erstarren. führt Bierfreund[4]) auf Unterschiede des anatomischen Baues zurück, da er die rothen Muskeln viel später erstarren sah als weisse. — Der Eintritt der Starre erfolgt gewöhnlich erst mehrere Stunden nach dem Tode, bei den Warmblütern rascher als bei den Kaltblütern, und ist die Zeit des Eintrittes von mannigfachen Umständen abhängig. So wird der Eintritt der Starre beschleunigt durch höhere Temperatur, durch mangelhafte Ernährung, durch Krankheiten, so namentlich besonders durch jene, welche von Krämpfen be-

---

1) O. Nasse, Hermann, Handbuch der Physiologie 1879, 1. Theil, pag. 305.

2) Kühne, Arch. f. Anat. u. Phys. 1859.

3) H. Schipiloff, Ueber die Entstehungsweise der Muskelstarre, Centralbl. f. d. med. Wissensch. 1882 XX.

4) Bierfreund, Arch. f. d. ges. Phys. XLIII 195.

gleitet waren. Infolge der vorausgegangenen heftigen Muskelanstrengung tritt auch bei zu Tode gehetzten Thieren die Leichenstarre sehr rasch ein. Durch gegensätzliche Verhältnisse erfolgt im Allgemeinen eine Verzögerung des Beginnes derselben. Dasselbe geschieht auch an Theilen eines Thieres, welche dem Einflusse des Nervensystems entzogen sind (Hermann), auch dann, wenn dieser Einfluss durch die Wirkung eingeathmeter Narcotica (Chloroform, Aether) oder nach Injection von Chloral in die Blutbahn grösstentheils aufgehoben ist. (Bierfreund l. c.).

Ebenso verschieden, wie die Zeit ihres Eintrittes ist auch die Dauer der Todtenstarre und zwar lehrt die Erfahrung, dass dieselbe um so länger anhält, je später sie eingetreten ist. Gewöhnlich beginnt sich die Starre mit dem Eintritt der Fäulniss zu lösen. Wenn aber auch die Losung der Todtenstarre, nach Schipiloff[1]) durch die Entwickelung grösserer Säuremengen in den Muskelmassen, welche der Fäulniss noch nicht anheimgefallen sind, bedingt sein soll, dürfte denn doch den Fäulnissvorgängen im Muskel diesbezüglich der grösste Einfluss zukommen, ein Einfluss, welcher von Bierfreund, welcher die Todtenstarre für nichts Anderes als eine vorübergehende letzte Contraction des Muskels ansieht, auf Grund seiner Versuche geleugnet wird.

Die Todtenstarre verschwindet zunächst gewohnlich am Kopfe. Es stellt sich daselbst die Beweglichkeit wieder her und schreitet nun die Lösung der Starre in analoger Weise von vorne nach rückwärts fort, so zwar, dass die erst erstarrten Körpertheile wieder auch zuerst beweglich werden.

Die Wärmebildung im thätigen Muskel.

Dass die Muskeln bei ihrer Zusammenziehung Wärme entwickeln, wurde bereits schon von Becquerel und Breschet[2]) durch Versuche am thätigen Muskel des Menschen und verschiedener Warmblüter festgestellt.

Späterhin wurden zur genaueren Bestimmung der bei der Muskelcontraction erfolgenden Temperatursteigerung ausgeschnittene Muskeln in Verwendung gezogeu. Die Versuche an Warmblütermuskeln konnten hierbei keine sicheren Resultate ergeben, da diese Muskeln nach dem Ausschneiden in ihrer Eigenwärme fortwährend abnehmen. Helmholtz[3]) wählte daher zu seinen Experimenten ausgeschnittene Froschmuskeln und wies die bei ihrer Thätigkeit entstehende Temperatursteigerung auf thermoelektrischem Wege nach. Bei einer tetanischen Erregung von 2—3 Minuten Dauer bestimmte derselbe die Temperatursteigerung mit 0,14—0,18° C. Aber auch bei einer jeden einzelnen Zuckung findet eine Erwärmung des Muskels statt, und beträgt für den Gastrocnemins

1) l. c.

2) Becquerel u. Breschet, Ann. d. scienc. nat. Zool. 1835, c. n. Hermann.

3) Helmholtz, Arch. f. Anat. u. Phys. 1848.

des Frosches die Wärmezunahme 0,001—0,005° C. [Heidenhain[1])]. Bei der Anwendung von 1—6 schnell nacheinander wirkenden Einzelreizungen auf denselben Muskel in kurz aufeinander folgenden Versuchsreihen ist, wie dies A. Fick[2]) nachgewiesen hat, die entwickelte Wärmemenge bis auf 4—5 pCt. der Zahl der Einzelreize genau proportional; bei 1—6 Zuckungen trägt daher jede einzelne Contraction gleich viel zur Erzeugung der Gesammtwärme bei. Danilewsky[3]) fand, dass bei gleichbleibender Reizgrösse bei der ersten Zuckung mehr Wärme entwickelt wird als bei den folgenden, und zwar erwärmte sich der Muskel bei der ersten Zuckung um 0,0056° C., bei zwei folgenden um je 0,0019° C. — Die Grösse der Wärmeentwickelung im thätigen Muskel ist um so bedeutender, je mehr derselbe bei gleichbleibender Reizstärke an seiner Verkürzung gehindert wird, und ist die Wärmeentwickelung der Grösse seiner Spannung direct proportional. Die grösste Wärmemenge wird dementsprechend dann erzeugt werden, wenn die Verkürzung vollkommen behindert und der Muskel ad maximum gespannt ist. Die Wärmeentwickelung wächst auch mit der Verstärkung der Reize, wenngleich viel langsamer (Danilewsky[4]).

Die auffallend hohen postmortalen Temperaturen, wie sie bei dem Starrkrampfe der Hausthiere beobachtet werden, finden in der gesteigerten Wärmeentwickelung bei erhöhter Spannung des Muskels ihre Erklärung. Bei der tetanischen Erregung ist übrigens die Wärmeentwickelung in dem vom Blute durchströmten Muskel eine grössere als in dem nicht durchströmten (Smith[5]).

Ausser von der Spannung des Muskels ist die Wärmeentwickelung auch von seiner Arbeitsleistung abhängig, und haben diesbezüglich die Untersuchungen von A. Fick[6]) und Heidenhain[7]) folgendes Resultat ergeben. Leistet der Muskel äussere Arbeit, was dann der Fall ist, wenn das belastende und in die Höhe gehobene Gewicht nach vollendeter Contraction entfernt wird, so ist in diesem Falle die erzeugte Wärmemenge geringer als wenn keine nutzbare Arbeit geleistet wird, was dann stattfindet, wenn der Muskel durch das Gewicht, welches er bei seiner Zusammenziehung gehoben hat, wieder ausgedehnt wird.

---

1) Heidenhain, Mechanische Leistung, Wärmeentwicklung und Stoffumsatz bei der Muskelthätigkeit, Leipzig 1864.

2) A. Fick, Versuche über Wärmeentwickelung im Muskel bei verschiedenen Temperaturen, Verhandl. d. physikal. Ges. z. Würzburg N.F. 19.

3) Danilewsky, Weitere thermodynamische Untersuchungen der Muskeln, Arch. f. d. ges. Phys., XLV. Bd., pag. 344.

4) Danilewsky, Thermodynamische Untersuchungen der Muskeln, Med. Centralbl. 79, Arch. f. d. ges. Phys., XXI. u XXX. Bd.

5) Smith. R. Meade, Die Temperatur des gereizten Säugethiermuskels, Arch. f. d. ges. Phys. 1881 u. 1884.

6) Fick, Untersuchungen aus dem phys. Laborat. d. Züricher Hochschule 1869; Arch. f. d. ges. Phys. 1877.

7) Heidenhain, Mechanische Leistungen etc.; Arch. f. d. ges. Phys., 2. u. 3. Bd.

Die hierbei erzeugte Wärme setzt sich zusammen aus der Wärme, welche einerseits bei der Contraction und andererseits bei der hierauf folgenden Wiederausdehnung des verkürzten Muskels entwickelt wird. Chauveau und Kaufmann[1]) bestimmen die erzeugte Wärme für arbeitslose Contraction mit 0,072850, für Arbeit mit 0,065100 grossen Calorien.

Schliesslich ist die Wärmeerzeugung noch von der Ermudung des Muskels abhängig. Bei Zunahme der Ermüdung des Muskels infolge von vorausgegangenen Reizen vermindert sich die Wärmebildung in demselben sowohl bei gleichbleibender, als auch bei gesteigerter Reizfrequenz [Schönlein[2])].

Der chemische Bau der Muskeln.

Da der anatomische Muskel nicht allein aus der contractilen Substanz besteht, sondern ausserdem noch andere Gewebselemente und eine gewisse Blutmenge enthält, so ist es, ehe man zur chemischen Analyse schreitet, vor Allem nothwendig, die anderen Gewebselemente, soweit es möglich, zu entfernen und das Blut in den Gefässen durch Lösungen indifferenter Substanzen (Chlornatrium, schwefelsaures Natrium, Rohrzucker u. dergl.) zu ersetzen.

Die Reaction eines so vorbereiteten Muskels ist eine amphotere oder auch schwach alkalische. Eine saure Reaction wird nur für den Herzmuskel angegeben [Kühne[3]), Voit[4])].

Die Stoffe, aus denen sich die Muskelsubstanz zusammensetzt, sind theils organische, nämlich stickstoffhaltige und stickstofffreie Körper, theils sind sie anorganischer Natur — Wasser, Salze und Gase.

Werden Muskeln bei Temperaturen von — 7 bis — 10° C. zum Gefrieren gebracht und dann zerrieben, so erhält man (Kühne[5]) ein schneeartiges Pulver, welches sich schon bei — 3° C. zu einem syrupähnlichen Flüssigkeit umwandelt. Das alkalisch reagirende Filtrat dieser Flüssigkeit, das Muskelplasma, scheidet bei seiner Gerinnung, welche bei 0° C. langsam, bei höheren Temperaturen (40° C. für den Kaltblüter-, 48—50° C. für den Warmblütermuskel) sehr rasch erfolgt, einen Eiweisskörper, das Myosin, in Form eines Kuchens aus, welcher bei seiner Zusammenziehung eine sauer reagirende Flüssigkeit, das Muskelserum auspresst.

Das Myosin ist ein Eiweisskörper, welcher eine neutrale Reaction besitzt, in Wasser und Alkohol unlöslich, in 5—10 pCt. Kochsalzlösung

1) Chauveau u. Kaufmann, Comptes rendus CV. pag. 296 u. 328.

2) Schönlein, K., Ueber das Verhalten der Wärmeentwicklung in Tetanis verschiedener Reizfrequenz, Habilitationsschrift, Halle 1883.

3) cit. nach Herrmann.

4) Voit, Zeitschr. f. Biologie, IV. Bd. 1868.

5) Kühne, Arch. f. Anat. u. Phys. 1859. — Lehrbuch der physiologischen Chemie.

sehr leicht löslich ist. Bei Einwirkung von Salzsäure wird das Myosin sehr rasch in Syntonin umgewandelt.

In dem Muskelserum hat Kühne[1]) noch drei andere Eiweisskörper nachgewiesen, nämlich das Muskulin [nach O. Nasse[2])], welches sich aus dem Muskelserum des Kaltblütermuskels bei 45° C., aus jenem des Warmblütermuskels bei 50—55° C. ausscheidet, ferner ein vom Serumeiweiss nicht verschiedenes lösliches Eiweiss und endlich ein Alkalialbuminat. Der Gehalt an Serumalbumin ist im Muskel ein sehr bedeutender (1,7—1,8 pCt. im Kaninchenmuskel, 1,4 pCt. im Muskel des Hundes) und unterliegt derselbe geringeren Schwankungen als der Gehalt von Serumalbumin im Blute [Demant[3])].

Von ungelösten Eiweisskörpern ist nur das Nuclein mit Sicherheit nachgewiesen worden, welches aus dem Muskelserum stammt.

Die Gesammtmenge der Eiweisskörper beträgt ungefähr 16—20 pCt.; doch ist dieselbe in den Muskeln der verschiedenen Thiere und in den Muskeln ein und desselben Thieres eine sehr wechselnde.

An stickstoffhaltigen Körpern finden sich in den Muskeln ausserdem noch das Kreatin, das Carnin [Weidel[4]), Krukenberg und Wagner[5])], das Xanthin, das Hypoxanthin (Sarkin), der Harnstoff, welcher aber nach Krukenberg[6]) im Fleische der Saugethiere. Vögel und Batrachier fehlen soll; die Harnsaure, das Taurin, das Lecithin und die Inosinsäure, welch letztere aber bisher nur in den Muskeln des Geflugels, des Kaninchens und der Katze von Meissner[7]), Gregory[8]) und Creite[9]) nachgewiesen wurde

Der Farbstoff, welcher die rothe Färbung der Muskeln bedingt, ist, wie Kühne[10]) nachgewiesen hat, mit dem Blutfarbstoffe, dem Haemoglobin identisch. Für die Annahme, dass sich derselbe in der Muskelsubstanz selbst entwickelt und nicht erst derselben zugeführt wird, scheint die Thatsache zu sprechen, dass das blasse Milchfleisch der Kälber nach dem Absetzen eine rothe Farbe erhält.

An Fermenten besitzt der Muskel ausser dem Pepsin, welches

1) Kühne, l. c.

2) Hermann, Handbuch der Physiologie, I. Theil, pag. 269.

3) Demant, Ueber das Serumalbumin in den Muskeln, Zeitschr. f. physiol. Chemie, IV.

4) Weidel, Annalen der Chemie und Pharmazie 158B, 1871.

5) Krukenberg u. Wagner, Zur Kenntniss des Carnin, Sitzungsb. der Würzburger phys. Ges. 1883.

6) Krukenberg, Untersuchungen der Fleischextracte verschiedener Fische und Wirbellosen, Unters. d. Heidelberg. phys. Inst. IV.

7) Meissner, Zeitschr. f. rat. Med. XXXI, 1868.

8) Gregory, An. der Chemie u. Pharmazie, 64. Bd., 1847.

9) Creite, Zeitschr. f. rat. Med. XXXVI, 1869.

10) Kühne, Arch. f. path. Anatomie XXXIII, 1865, Unters. d. phys. Inst. zu Heidelberg, II, Heft 1.

von Kühne[1]) und von Wittich[2]) mit dem Vorkommen eines peptonartigen Eiweisskörpers in Zusammenhang gebracht wurde, noch ein zuckerbildendes und ein milchsäurebildendes Ferment.

Die Kohlehydrate finden sich im Muskel als Glycogen und als Inosit vor.

Das Glycogen, welches von O. Nasse[3]) als normaler Bestandtheil des quergestreiften Muskels aufgefunden wurde, kommt in den Muskeln der verschiedenen Thiere und in den einzelnen Muskeln ein und desselben Thieres in wechselnder Menge vor. Diese wechselnde Glycogenmenge ist theils abhängig von der Ernährung, da während der Verdauung eine vorübergehende Aufspeicherung grösserer Glycogenmengen im Muskel stattfindet (Böhm[4])), theils von der Thätigkeit des Muskels selbst. Man fand nämlich in Muskeln, deren Nerven durchschnitten waren, oder welche durch längere Zeit in Ruhe erhalten wurden, die Glycogenmenge wesentlich höher (M'Donel[5]), Ogle[6])).

Der Inosit wurde von Scherer[7]) zuerst im Herzfleische nachgewiesen. In den willkürlichen Muskeln scheint derselbe nicht constant vorzukommen.

Dass Fette in der Muskelsubstanz vorkommen, lasst sich aus dem Verschwinden der in den Muskelfibrillen vorkommenden Körnchen bei Behandlung mit Aether schliessen. Ueber die Zusammensetzung dieser in der Muskelsubstanz vorkommenden Fette ist jedoch bis nun nichts Bestimmtes bekannt, wohl ist aber vorauszusetzen, dass bei den verschiedenen Thierarten sich auch verschiedene Arten von Fett vorfinden dürften, entsprechend den differenten Fettformen des Fettgewebes.

Die Menge der Aschensalze beträgt beiläufig 1—1,5 pCt., und bestehen dieselben vorwiegend aus phosphorsaurem Kalium und ausserdem aus Magnesium- und Calciumphosphat und aus Eisen. Entgegen Kühne behauptet Zaleski[8]), dass das Eisen wohl in einer organischen Verbindung enthalten sei, welche jedoch kein Haemoglobin ist.

Neben sehr geringen Mengen von Stickstoff enthält der Muskel an anderen Gasen nur noch Kohlensäure und zwar zum Theil in

---

1) Kühne, Untersuchungen uber das Protoplasma und die Contractilität. Leipzig 1869.

2) v. Wittich, Königsberger med. Jahrbücher III. B., 1862.

3) O. Nasse, Beiträge zur Physiologie der contractilen Substanz, Archiv f. d. g. Phys. II. Bd.

4) Böhm, R., Ueber das Verhalten des Glycogens und der Milchsäure im Muskelfleisch, Arch. f. d. g. Phys. XXIII.

5) M'Donel, Americ. Journ. of the med. sc. XLVI 1863, cit. nach O. Nasse (Hermann's Handbuch d. Phys.)

6) Ogle, St. George hospital reportes III 1868 p. 149, cit. nach O. Nasse, ibidem.

7) Scherer, Annal. der Chemie u. Pharmacie 73. Bd. 1850.

8) Zaleski, Centr. f. d. med. Wissensch. 1887 p. 66 u. 98.

absorbirter Form, zum Theil gebunden an Salze. Zum grössten Theile dürfte die Kohlensäure in den Muskeln durch Zersetzung während der Entgasung gebildet werden. Bei der Einwirkung von Siedhitze liefert der Muskel im Mittel 17 Vol.-pCt. Kohlensäure [Stintzing[1])]. Sauerstoff enthält der Muskel keinen [Hermann[2])].

Der Wassergehalt des Muskels ist ein sehr bedeutender. und wurde derselbe von Ranke[3]) für die einzelnen Muskeln des Kaninchens mit 75,1—76,5 pCt. bestimmt. Beeinflusst wird der Wassergehalt durch das Alter der Thiere insoferne, als die Muskeln junger Thiere wasserreicher sind als jene älterer Thiere. Der Wassergehalt steht mit dem Fettgehalte des Muskels im Gegensatze, indem mit der Zunahme des Fettgehaltes die Menge des Wassers in der Muskelsubstanz abnimmt.

Der Stoffwechsel im Muskel.

Der Stoffwechsel im ruhenden Muskel stellt sich seiner Hauptsache nach als Abgabe von Kohlensäure und Aufnahme von Sauerstoff dar, und zwar wird immer weniger Kohlensäure ausgeschieden als dem aufgenommenen Sauerstoffe entsprechen würde. Dies erklärt sich daraus, dass die Ausscheidung der Kohlensäure ganz unabhängig von der Aufnahme des Sauerstoffes geschieht.

Dafür spricht schon die Thatsache, dass Muskel auch in anderen Gasen Kohlensäure abgeben, auch dann, wenn das sauerstoffhaltige Blut aus ihren Gefässen entfernt worden ist. Der Gaswechsel im ruhenden Muskel ist nicht immer vollkommen der gleiche; er wird durch alle jene Umstände, welche den Tonus des Muskel vermehren, erhöht, durch alle jene Umstände, welche denselben vermindern, herabgesetzt. Desshalb erhöhen den Gaswechsel — ein Gleichbleiben der Körpertemperatur vorausgesetzt — Kälteeinwirkungen auf die Hautnerven und wohl auch Erregungen der Sinnesnerven. Eine Verminderung des Gaswechsels bewirken die Einwirkung von Wärme auf die Hautnerven — insofern die Temperatur des Körpers hierdurch keine Steigerung erfährt, — ferner Durchschneidung des Rückenmarkes, Curare und der Schlaf. Nach Rubner[4]) wird in den Muskeln durch eine Steigerung der Temperatur der Sauerstoffverbrauch vermehrt, durch Abkühlung vermindert, merklich wird jedoch diese Abänderung im Verbrauch erst bei Ueberschreitung einer gewissen Temperaturschwelle.

Auf die Bildung der Kohlensäure scheinen die Temperaturänderungen einen nur sehr unwesentlichen Einfluss zu nehmen; doch sinkt

---

1) Stintzing, R, Untersuchungen über die Mechanik der physiolog. Kohlensäurebildung, Arch. f. d. g. Phys. XVIII, XX, XXIII.

2) Hermann, Untersuchungen über den Stoffwechsel der Muskeln.

3) Ranke, Tetanus Leipzig 1865.

4) Rubner, Ueber den Einfluss der Temperatur auf die Respiration des ruhenden Muskels, Arch. f. A. u. Phys. 1885, p. 38.

auch die Kohlensäurebildung — wie dies auch v. Frey bestätigt — mit der Abnahme der Temperatur.

Im thätigen Muskel erfährt der Gaswechsel insofern eine Abänderung, als derselbe im Allgemeinen gesteigert erscheint. Der Sauerstoffverbrauch ist um ein geringes gesteigert, die Ausscheidung von Kohlensäure andererseits bedeutend erhöht [Sczelkow[1]), v. Frey[2])], dementsprechend ist das den thätigen Muskeln entströmende Venenblut ärmer an Sauerstoff und reicher an Kohlensäure. Die Bildung der Kohlensäure ist dabei ebenfalls von der Aufnahme des Sauerstoffes vollständig unabhängig, und ist daher das Verhältniss beider kein constantes.

Die Zersetzung des Glycogens, welche schon im ruhenden Muskel stattfindet [Chandelon[3]), Bohm und Hoffmann[4])] steigert sich, und ist daher auch die Glycogenmenge im thätigen Muskel verringert unter entsprechender Umwandlung des Glycogen in Fleischzucker. Unter bestimmten Fermentationsbedingungen [Maly[5])] bildet sich nun bei der Thätigkeit des Muskels Fleischmilchsäure (du Bois-Reymond), durch welche die amphotere oder schwach alkalische Reaction des ruhenden Muskels in eine saure verwandelt wird. Weyl und Zeitler[6]) weisen zur Erklärung der sauren Reaction des thätigen Muskels auch darauf hin, dass in demselben die Menge der Phosphorsäure regelmässig erhöht ist, und nehmen als Quelle derselben das Lecithin und das Nuclein in Anspruch. — Bei fortdauernder Blutcirculation im Muskel tritt diese saure Reaction weniger deutlich hervor, da durch fortwährende Zufuhr alkalischen Blutes die Säure stets neutralisirt und fortgespült wird.

Heidenhain[7]) hat übrigens nachgewiesen, dass die Menge der erzeugten Säure mit der Arbeitsleistung des Muskels bis zu einer gewissen Grenze zunimmt.

Die Eiweisskörper des Muskels unterliegen bei seiner Thätigkeit keiner vermehrten Zersetzung, da die Harnstoffausscheidung selbst nach angestrengten Arbeitsleistungen nur sehr unwesentlich gesteigert ist [Petenkofer und Voit[8])]. Dem entgegen behaupten allerdings Flint[9])

1) Sczelkow, Sitzungsberichte der K. Wiener Akademie XLV 1862.

2) v. Frey, Versuche über den Stoffwechsel des Muskels, Arch. f. Anat. u. Phys. 1885.

3) Chandelon, Arch. f. d. g. Phys. XIII. 1878.

4) Böhm und Hoffmann, Arch. f. Experimental Pathol. VIII 1878.

5) Maly, Bericht der deutschen chem. Gesellsch. 1864.

6) Weil und Zeitler, Ueber die saure Reaction des thätigen Muskels und über die Rolle der Phosphorsäure beim Muskeltetanus. Zeitschrift für phys. Chemie 6. Bd.

7) Heidenhain, Mechanische Leistung etc. bei der Muskelthätigkeit, Leipzig 1864.

8) Pettenkofer und Voit, Zeitschr. f. Biologie, II. B., 1866.

9) Flint, A., The source of muscular power, as deduced from observations upon the human subject under conditions of rest and of muscular exercise. Journ. of anat. and physiolog 1877, XII. cit. nach Centr. f. d. med. Wissensch. 1878 p. 216.

und Kellner[1]), dass mit der Grösse der Arbeitsleistung die Stickstoffausscheidung zunimmt. Die Vermehrung des alkoholischen und die Verminderung des wässerigen Extractes des thätigen Muskels, welche Helmholtz[2]) nachgewiesen hat, und welche von Ranke[3], Niegetiet und Hepner[4]) bestätigt ist, scheint seine Ursache darin zu haben, dass das in Alkohol unlösliche Glycogen durch den in demselben löslichen Zucker und die Milchsäure ersetzt worden ist.

Ueber die Ursache des von Ranke[5]) und Danilewsky[6]) gefundenen grösseren Wassergehaltes im thätigen Muskel ist bis nun nichts Näheres bekannt.

Da in dem Muskel bei seiner Thätigkeit in Folge des gesteigerten Stoffwechsels Sauerstoff sowie stickstofffreie und kohlenstoffhaltige Substanzen fortwahrend verbraucht werden, so müssen, damit die Leistungsfähigkeit des Muskels erhalten bleibe, demselben diese Substanzen in entsprechender Menge zugeführt werden.

Den Sauerstoff erhält der Muskel durch die vermehrte Zufuhr arteriellen Blutes, welche in den, während der Contraction erweiterten Gefässen stattfindet, die stickstofffreien, kohlenstoffhaltigen Substanzen durch die Nahrung. Da nun erfahrungsgemäss auch der Gehalt an Eiweisskörpern in der Nahrung einen wesentlichen Einfluss auf die Kraftleistung des Muskels nimmt, so erklärt sich daraus, warum die Fleischfresser zwar momentaner, sehr intensiver Kraftäusserungen fähig sein können, die Pflanzenfresser sich jedoch mehr für länger dauernde Arbeitsleistungen eignen, vorausgesetzt, dass sich dieselben in einem guten Ernährungszustande befinden.

B. Die glatten Muskelfasern.

Da bis heute unsere Kenntnisse über das physiologische Verhalten der glatten Muskeln noch nicht umfassend genug sind, um die Besprechung desselben mit jener uber die quergestreiften zu vereinen, so erscheint es wohl als das zweckmässigste, das über die glatten Muskeln bisher bekannt gewordene hier in Kürze folgen zu lassen.

Was zunächst ihren chemischen Bau betrifft, so scheint diesbezüglich ein wesentlicher Unterschied zwischen glatten und gestreiften Muskeln nicht zu bestehen.

Der ruhende glatte Muskel reagirt gleichfalls neutral oder alka-

---

1) Kellner, O., Untersuchungen über einige Beziehungen zwischen Muskelthätigkeit und Stoffzerfall, Landw. Jahrb. 1880.

2) Helmholtz, Annal. f. A. u. Phys. 1845.

3) Ranke, Tetanus.

4) Nigetiet und Hepner, Arch. f. g. Phys. III 1870.

5) Ranke, l. c.

6) Danilewsky, Ueber den Ursprung der Muskelkraft, cit. nach Nasse (in Hermann's Handb.).

lisch [du Bois-Reymond[1])], der thätige sauer. An Eiweisskörpern enthält der glatte Muskel das Myosin, dann einen dem Musculin ähnlichen Körper [Heidenhain und Hellwig[2])], ferner ein Alkalialbuminat [Schulze[3])], lösliches Eiweiss und Nuclein. Von den Eiweisskörpern verwandten Stoffen finden sich als nicht constanter Bestandtheil das Hamoglobin und als Abkömmling der Eiweissküsper das Kreatin [Lehmann[4])] vor. Die Kohlehydrate sind durch das Glycogen [Brücke[5])] und den Inosit [Lehmann[4])] vertreten. Ueber die sonstige chemische Constitution sowie über den Stoffwechsel des glatten Muskels ist nichts Näheres bekannt.

Der Zuckungsverlauf in der glatten Muskelfaser ist ein ungemein langsamer und drückt sich in der längeren Dauer aller einzelnen Stadien aus. Ist eine Contraction vollendet, so kann nun infolge der eingetretenen Ermüdung erst nach einiger Zeit wieder eine zweite Contraction ausgelöst werden [Engelmann[6])]. Als Reize dienen alle jene Einwirkungen, welche auch bei den quergestreiften Muskeln sich als wirksam erweisen. Bezüglich der mechanischen Reize ergiebt sich, dass durch schwache Reizungen, z. B. durch das Streichen einer Arterie mit einer Nadel eine locale Erweiterung derselben als Folge der Erschlaffung der Muskelfasern hervorgerufen wird.

Erst durch stärkere mechanische Reize werden Contractionen bewirkt [Sigmund Mayer[7])]. Die thermischen Reize sollen nach Grünhagen-Samkowy[8]) derart wirken, dass bei der Erwärmung die glatte Musculatur der Säugethiere sich contrahirt und bei der Abkühlung sich ausdehnt, jene des Frosches sich jedoch umgekehrt verhält. Nach Pfalz[9]) existirt dieser Unterschied nicht und werden die Muskeln der Warm- und Kaltblüter von der Temperatur in gleicher Weise beeinflusst, es wird durch Erwärmen bis 36° C. Erschlaffung, durch noch höhere Temperatur aber dauernde Contraction hervorgerufen; bei der Abkühlung tritt das Umgekehrte ein. — Die Erregbarkeit dieser Muskel ist von denselben Bedingungen abhängig, wie die des quergestreiften und hält dieselbe längere Zeit nach dem Tode an. — Die Starre wird auch am glatten Muskel durch Myosinausscheidungen bedingt.

1) du Bois-Reymond, Monatsbericht d. Berl Akad. 1859.

2) Heidenhain, Studien des phys. Inst. zu Breslau. 1861.

3) M. S. Schulze, Ann. d. Chemie u. Pharmazie, 71. Bd.

4) Lehmann, Lehrb. d. physiol. Chemie, 1851.

5) Brücke, Sitzungsberichte d Wiener Akademie, LXIII, 1871.

6) Engelmann, Arch. f. d. ges. Phys., II, 1869.

7) Sigmund Mayer, in Hermann's Handb. d. Phys., V. Bd., 476.

8) Grünhagen u Samkowy, Arch. f. d. ges. Phys., X, 1875; Samkowy, Arch. f. d. ges. Phys., 1879.

9) Pfalz, Ueber das Verhalten glatter Muskeln verschiedener Thiere gegen Temperaturdifferenzen und elektrische Reize, Dissert. Königsberg 1883.

Die Formen der Muskeln im Thierkörper.

Die Muskeln im Thierkörper bestehen entweder aus glatten oder quergestreiften Muskelfasern.

Aus den glatten Muskelfasern werden die organischen Muskeln gebildet, welche, da sie unabhängig vom Willeneinflusse thätig sind, auch als unwillkürliche Muskeln bezeichnet werden. Diese Muskeln finden sich zunächst flächenartig ausgebreitet in den Wandungen der schlauchförmigen Organe vor — so des Darmkanales, der Harnleiter, der Harnblase, der Blut- und Lymphgefässe, des Tragsackes u. s. w. — und bewirken an denselben durch ihre Contraction eine Weiterbeförderung des Inhaltes nach jener Richtung hin, nach welcher sich die Erregung in diesen Muskeln fortpflanzt. Ausserdem kommen die organischen Muskeln aber auch in Form von Ring- oder Schliessmuskeln vor und verfolgen als solche den Zweck, das Lumen gewisser Hohlorgane zu verengern oder zu verschliessen. Aus dieser Ursache sind sie an den feinsten Bronchialästen, an der Iris der Säugethiere, am Schlunde und am Pförtnertheile des Magens u. dgl. m. vorzufinden. Endlich treffen wir sie noch in der Form von vereinzelten Bündeln in fast allen Organen des Thierkörpers vor, wie z. B. in dem Gewebe der Lederhaut, an den Haarbälgen, an den Schweiss- und Talgdrüsen, in der Wandung der Lungenbläschen, in der Milz, den Lymphdrüsen u. s. w.

Die aus quergestreiften Muskelfasern zusammengesetzten, animalen Muskeln sind, mit der alleinigen Ausnahme des Herzens, alle dem Willeneinflusse unterworfen und werden auch aus diesem Grunde als willkürliche Muskeln bezeichnet.

Ihrer Form nach unterscheidet man zwei Arten; die eine wird durch die Hohlmuskel — das Herz — die andere durch den soliden Muskel gekennzeichnet.

Die soliden Muskeln unterscheidet man wiederum ihrer Gestalt nach in lange, breite und dicke Muskeln, je nachdem die eine oder die andere Dimension vorwiegt, und in Ringmuskeln, welche den Verschluss gewisser Leibesöffnungen zu bewirken bestimmt sind. Die zuletzt angeführten Muskeln beginnen entweder an einem knöchernen Ausgangspunkte, zu welchem sie wieder zurückkehren — wie der Schliessmuskel des Auges oder der Schliessmuskel des Afters — oder dieselben verlaufen ohne jede Verbindung mit dem Knochengerüste, wie der Schliessmuskel des Maules. Die breiten, die dicken und die langen Muskeln nehmen mit wenigen Ausnahmen ihren Ursprung vom Knochen, um dann entweder in Weichtheilen zu endigen — wie der Hautmuskel, die Gesichtsmuskeln, die Zungenmuskel, die Muskel des weichen Gaumens — oder um mit anderen Knochen in Verbindung zu treten. Diese letztere Art von Muskeln — die Skeletmuskeln im engeren Sinne — ist es, welche die verschiedenen äusseren Bewegungen des Thierkörpers vermittelt.

Die Befestigung der Muskel an den Knochen geschieht entweder unmittelbar oder durch die Vermittelung der nur wenig dehnbaren, strangartigen Sehnen oder der flächenartig ausgebreiteten Sehnenhäute (Aponeurosen). Die Anheftungsweise durch Sehnen ermöglicht einerseits, die Wirkung der Muskel auf einen enger begrenzten Theil eines Knochens zu concentriren, andererseits bei einer entsprechenden Länge der Sehne die Muskelwirkung auf entferntere Knochen zu übertragen und derselben eine bestimmte Zugrichtung zu verleihen. Um die langen Sehnen in ihrer Lage zu erhalten und um zu verhindern, dass sich dieselben von ihrer Unterlage abheben, werden sie durch quer darüber weglaufende Bänder niedergehalten. Die Bewegung der Sehnen selbst geschieht in besonderen Scheiden, deren Innenfläche mit einer dicklichen, fast gallertartigen schlüpfrigen Flüssigkeit bedeckt ist, um die Reibung in den Scheiden möglichst herabzumindern.

Durch die Aponeurosen wird eine ausgebreitetere Insertion des Muskels ermöglicht und dadurch auch der Wirkung desselben eine grössere Angriffsfläche geboten. —

Die Verbindungen der Knochen untereinander.

Die Knochen können untereinander auf dreierlei Weise verbunden sein und zwar durch Näthe, durch Fugen und durch Gelenke.

Bei der zuerst genannten Art der Verbindung sind die Knochen so aneinandergefügt, dass eine gegenseitige Verschiebung derselben unmöglich erscheint und kommen daher die Näthe bei Besprechung der Bewegung nicht weiter in Betracht.

In den Fugen (Symphysen, Synchondrosen) erfolgt die Vereinigung der Knochen durch Platten von Faserknorpel. Die Beweglichkeit der Knochen ist bei dieser Art von Verbindung wohl nach den verschiedensten Richtungen hin aber doch nur in ganz geringer Ausdehnung möglich, und kann die Verschiebung der so verbundenen Knochen gegen einander überhaupt nur in der Art geschehen, dass die Knorpelmasse nach der einen oder der anderen Richtung hin zusammengedrückt oder gedehnt oder auch torquirt wird; durch die Elasticität des Knorpels erfolgt dann die Rückkehr der Knochen in ihre Ruhelage. Die Ausgiebigkeit der Bewegung hängt daher von der Dicke der Knorpellage ab und wird übrigens auch durch die straffen Bänder, welche diese Knochenverbindungen umgeben, so wie auch durch die sich berührenden Fortsätze an beiden Knochen — wie z. B. zwischen den einzelnen Wirbeln, sehr wesentlich eingeschränkt.

Die Symphysen finden sich an jenen Theilen des Thierskeletes vor, an welchem Festigkeit der Knochenverbindungen mit einem geringen Grade von Beweglichkeit verbunden sein soll. Wir treffen sie dementsprechend an der Verbindung der Knochen des Beckens unter einander und an der Wirbelsäule. Die mannigfaltige, wenn auch beschränkte Beweglichkeit der letzteren wird erst durch die Summirung

der Bewegungen, welche zwischen je zwei Wirbelkörpern stattfinden, ermöglicht. —

Die freieste Beweglichkeit der Knochen gegen einander gestatten im Allgemeinen jene Verbindungen, welche man als Gelenke bezeichnet.

Die wesentlichen Bestandtheile eines Gelenkes sind einerseits die mit einem Ueberzuge von hyalinem Knorpel versehenen Enden zweier oder auch mehrerer Knochen, welche mit einander entweder in unmittelbarer oder durch zwischengelagerte Knorpelscheiben in mittelbarer Berührung stehen, und andererseits ein fibröses Kapselband, welches an seiner inneren Fläche mit einer Synovialhaut ausgekleidet ist.

Von dieser Synovialhaut wird eine Flüssigkeit abgesondert, welche schleimig, klebrig, farblos oder gelblich gefärbt ist, alkalisch reagirt und als Gelenksschmiere — Synovia — bezeichnet wird. Nach den Untersuchungen von Frerichs[1]) enthalten 1000 Theile dieser Synovia aus dem Gelenke

	eines im Stalle gemästeten Ochsen	eines Ochsen, welcher den ganzen Tag geweidet hat
Wasser	969,90	948,54
Feste Bestandtheile	30,10	51,46
darunter:		
Schleimstoff mit Epithelium	2,40	5,60
Fett	0,62	0,76
Eiweiss und Extracte . .	15,76	35,12
Salze	11,32	9,98

Die Gelenkschmiere bewirkt eine Herabminderung der Reibung bei den Bewegungen der Gelenksflächen übereinander.

Neben dem Kapselbande finden sich noch Hülfsbänder vor, welche dazu bestimmt sind, theils die Festigkeit des Gelenkes zu erhöhen, theils die Beweglichkeit desselben einzuschränken. — Diese Hülfsbänder, sowie auch das Kapselband stellen einen Theil jener Einrichtungen dar, durch welche die Knochenenden in gegenseitiger Berührung erhalten werden, und findet der Apparat für diese Wirkung auch noch eine Unterstützung durch den Spannungszustand jener Muskeln, welche das Gelenk umgeben.

Den grössten Einfluss darauf, dass die, das Gelenk bildenden Knochen stets im Contact bleiben, übt aber der äussere Luftdruck aus, dessen Wirkung durch den luftdichten Abschluss des Innenraumes eines jeden Gelenkes durch die Kapsel ermöglicht wird.

1) R. Wagner's Handwörterbuch der Physiologie III. Bd. I. Abth.

Der Einfluss des Luftdruckes ist nach den Angaben der Gebr. Weber[1]) ein so bedeutender, dass er dem Gewichte der Körpertheile, welche das Gelenk zu tragen hat, das Gleichgewicht hält. Durch die adhaesive Wirkung der Synovia, welche in dünner, capillarer Schichte zwischen beiden Gelenksenden sich vorfindet, wird das Aneinanderpassen der Gelenksflächen noch wesentlich befördert.

Die eben besprochenen verschiedenen Einrichtungen, welche ein inniges Aneinanderhaften der, das Gelenk zusammensetzenden Knochenenden bewirken, werden unter der Bezeichnung Haftmechanismen zusammengefasst.

Ein Theil dieser Haftmechanismen wirkt jedoch auch auf die Bewegungen in den Gelenken nach gewissen Richtungen hin hemmend ein. Hierher gehören die Hülfsbänder, welche bei gewissen Stellungen des Gelenkes derart angespannt werden, dass durch dieselben jede weitere Bewegung nach der betreffenden Richtung vollkommen unmöglich gemacht wird.

Hemmend auf die Bewegung wirken ferner auch die Weichtheile, welche das Gelenk umgeben, so besonders die Muskeln und die Sehnen.

Den gleichen Erfolg erzielen auch jene Knochenvorsprünge in der Umgebung des Gelenkes, welche sich bei bestimmten Bewegungen in demselben gegen andere Knochentheile anstemmen. Das beste Beispiel hierfür bietet einerseits der Ellbogenhöcker für die übermässige Streckung, und andererseits der Kronenfortsatz für die übermässige Beugung in dem Ellbogengelenke.

Durch diese Einrichtungen wird einerseits die Beweglichkeit der Gelenke nach bestimmten Richtungen hin behindert, andererseits auch die Ausgiebigkeit der Bewegungen beschränkt, und werden diese Einrichtungen dementsprechend als Hemmungsmechanismen an den Gelenken bezeichnet.

Die Richtungen der Bewegungen, welche in einem Gelenke möglich sind, werden wohl wesentlich durch die Beschaffenheit dieser Hemmungsmechanismen beeinflusst, hängen aber doch hauptsächlich von der geometrischen Form der Gelenksflächen selbst ab.

Nach der Form ihrer Flächen unterscheidet man demnach folgende Arten von Gelenken:

1. Gelenke, bei welchen eine Drehbewegung nur um eine feste Axe stattfindet. Zu dieser Art von Gelenken gehören das Winkel- und das Drehgelenk.

a) Das Winkelgelenk (Charniergelenk, Ginglymus) stellt jene Gelenksform dar, bei welcher die Bewegung nur in einer Ebene und zwar um eine annähernd horizontale Axe erfolgt. Die eine der beiden Gelenksflächen besitzt eine walzenförmige Gestalt, zu welcher Walze von der anderen Gelenksfläche gleichsam der Mantel gebildet wird. Bei Bewegungen in diesem Gelenke beschreibt ein jeder Theil

1) Ed. u. W. Weber, Die Mechanik der menschlichen Gehwerkzeuge 1836.

des beweglich gedachten Knochens eine Kreislinie um die Gelenksaxe. Bei allen solchen Gelenken wird die seitliche Abweichung der Gelenksenden durch Seitenbänder hintangehalten. Zu den Winkelgelenken werden die Zehengelenke (Fessel, Kronen- und Hufgelenk) gerechnet.

Die sogenannten Schrauben-Charniergelenke [Henke[1]), Langer[2]), Pütz[3])] unterscheiden sich dadurch von den gewöhnlichen Winkelgelenken, dass bei Bewegungen in denselben, von einem jeden Punkte des bewegt gedachten Knochens um die Gelenksaxe keine Kreislinie, sondern eine Schraubenlinie beschrieben wird. Es findet demnach hier eine nach der Richtung der Drehungsaxe vor sich gehende seitliche Verschiebung der Knochen statt (Langer).

Eine besondere Eigenthümlichkeit dieser Gelenke ist es, dass sie federn. Man versteht unter dem Federn der Gelenke jene Eigenschaft, der zu Folge die Knochen, welche das Gelenk bilden, bei einer gewissen Winkelstellung zu einander in einer derart labilen Gleichgewichtslage sich befinden, dass schon durch einen sehr geringen Impuls ein Zurückschnellen der Knochen in die Beuge- oder in die Streckstellung erfolgt.

Zu den Schraubencharniergelenken rechnet man das Ellbogen- und das Sprunggelenk. Beim Pferde ist die Eigenthümlichkeit des Federns an beiden Gelenken besonders deutlich ausgesprochen. Die Ursache des Federns ist in der excentrischen Anheftung und in der Spannung gewisser Bänder, so namentlich der inneren Seitenbänder zu suchen. Bezüglich der Sprunggelenke des Rindes, des Schafes, des Hundes und der Katze hat Pütz[4]) entgegen der Ansicht Frank's[5]) nachgewiesen, dass dieselben ebenfalls, wenn auch nur in geringem Grade federn. Dem Federn dieser Gelenke wurde namentlich von Frank[5]) ein gewisser Einfluss auf den Gang des Pferdes beigemessen; Böhm[6]) jedoch hat wenigstens für das Ellbogengelenk nachgewiesen, dass dieser Einfluss nicht von Bedeutung sein könne, da an einem von Muskeln befreiten Ellbogengelenke die Belastung des Oberarmbeines mit einem Gewichte von nur 500 *g* genügte, um das Federn zu überwinden.

b) Das Dreh- oder Radgelenk — Articulatio trochoidea — ermöglicht nur eine Bewegung um eine annähernd verticale Axe, welche mit der Axe der das Gelenk bildenden Knochen nahezu parallel läuft. Hierher gehören das Gelenk zwischen dem Zahnfortsatze des zweiten

---

1) Henke, Die Bewegung des Fusses am Sprunggelenke, Zeitsch. f. rat. Med. III. R. Bd. 8 und 14.

2) Langer, Ueber das Sprunggelenk der Saugethiere und des Menschen. Denkschriften der kaiserl. Akad. d. Wissenschaften in Wien; math., naturwissenschaftl. Classe 12. Bd.

3) Pütz, Beiträge zur Anat. u. Phys. des Sprunggelenkes. Inaugural-Dissertation Bern 1876.

4) l. c. pag. 21.

5) Frank, Anatomie der Hausthiere. 2. Aufl.

6) Böhm, Die Mechanik der Ortsveränderung mit besonderer Berücksichtigung des Pferdes. Arch. f. wissensch. u. pract. Thierheilk. 13. Bd. p. 303.

und dem Körper des ersten Halswirbels, und ausserdem noch das Radio-Ulnargelenk bei allen jenen Thieren, welche das Vermögen der Pronation und Supination besitzen, so z. B. bei dem Hunde und der Katze.

2. Gelenke, bei welchen eine Drehung um zwei feste Axen stattfindet. Unter diese Gelenke sind das Knopf- und das Sattelgelenk einzureihen.

a) Im Knopfgelenke kann sich ein elliptisch-convexer Gelenksknopf in einer entsprechend gestalteten concaven Gelenksgrube in zwei aufeinander senkrechten Richtungen bewegen. Die Bewegungen in diesem Gelenke bestehen in Form von Beugung und Streckung und in Form einer Seitwärtsneigung in frontalen Ebenen.

Als Beispiel für diese Art von Gelenken dient das Gelenk zwischen dem Hinterhauptsbeine und dem ersten Halswirbel.

b) Bei dem Sattelgelenke [A. Fick[1]] ist die Gelenksfläche in der Richtung der einen Axe convex und in der auf dieselbe senkrechten Richtung der zweiten Axe concav gekrummt. In diesem Gelenke bestehen die Bewegungen einerseits in Beugung und Streckung und andererseits in Abduction und Adduction. Diese Gelenksart, welche sich beim Menschen in entwickeltster Form zwischen dem grossen vieleckigen Beine und dem ersten Mittelhandknochen vorfindet, ist auch in diesem Carpo-Metacarpalgelenke der Fleischfresser angedeutet.

3. Gelenke, bei welchen eine Drehung um eine in einer bestimmten Richtung bewegliche Axe stattfindet [Wundt[2]], werden als Spiralgelenke bezeichnet. Sie führen ihren Namen nach der spiralig gekrummten Form ihrer Gelenksflachen (Ed. Weber). Dieser spiraligen Krummung entsprechend beschreibt auch die Drehungsaxe einen Weg, der gleichfalls eine Spirale darstellt.

Der einzige Repräsentant dieser Gelenksart ist das Kniegelenk [H. Meyer[3], Langer[4], Henke[5]]. Dieses Gelenk gestattet Streckung, bei welcher die Seitenbänder gespannt werden, wodurch dasselbe gleichzeitig festgestellt wird, ferner Beugung, bei welcher wegen der nun erfolgenden Erschlaffung der Seitenbander auch eine leichte Seitendrehung im Gelenke möglich wird. —

4. Gelenke, bei welchen die Bewegung um einen festen Punkt stattfindet, gestatten, da sich die sammtlichen Drehungsaxen in diesem einen Punkte schneiden, die freieste Bewegung nach jeder Richtung hin, und bezeichnet man dieselben als freie Gelenke oder Kugel-

---

1) A. Fick in Henle's und Pfeuffer's Zeitschrift 1854.

2) Wundt, Lehrbuch der Physiologie, pag. 680.

3) H. Meyer, Die Mechanik des Kniegelenkes, Müller's Arch. 1853.

4) Langer, Das Kniegelenk des Menschen, Sitzungsbericht d. k. Akad. in Wien 1858, Zeitschr. d. k. Ges. d. Aerzte 1861.

5) Henke, Antikritik, betreffend das Kniegelenk, Zeitschr. f. rat. Med. 14. — Handbuch der Anatomie und Mechanik der Gelenke, 1863.

gelenke (Arthrodie). Dieselben bestehen aus sphärisch gekrümmten Gelenksköpfen, welche sich in entsprechend ausgehöhlten Gelenksgruben — Pfannen — bewegen, und aus einer weiten Gelenkskapsel, welche das Gelenk nur lose umhüllt. Bei diesen Gelenken findet eine wesentliche Beschränkung der Bewegung durch Seitenbänder kaum statt, so z. B. an dem Schultergelenke. Nur dann, wenn die Gelenkspfanne stark vertieft ist und den Gelenkskopf in weiterem Umfange umschliesst, wie dies am Hüftgelenke der Fall ist, ist auch die freie Beweglichkeit etwas stärker eingeschränkt, und werden solche Kugelgelenke noch besonders als Nuss- oder Pfannengelenke bezeichnet.

5. Unter straffen Gelenken (Amphiarthrosis) versteht man jene Gelenksform, bei welcher ebene oder nur schwach gekrümmte Gelenksflächen durch kurze straffe Bänder fest aneinander gefügt sind, bei welcher zwar Bewegungen nach vielen Richtungen hin, aber nur in sehr beschränkter Ausdehnung möglich sind. Solche Gelenke finden sich namentlich zwischen den einzelnen Knochen der Hand- und der Fusswurzel.

Eine besondere Art der Verbindung der Knochen untereinander, und zwar durch Bänder und Muskeln, stellt die Vereinigung des Schulterblattes und der Seitenbrustwand dar, bei welcher die Verschiebung der Knochen gegeneinander nach allen Richtungen hin gleichmässig insoweit erfolgen kann, als nicht durch die Dehnbarkeit und Lage der verbindenden Weichtheile eine Grenze gesetzt wird [Böhm[1])].

Der Einfluss der Muskeln auf die Bewegung im Allgemeinen.

Durch die Verbindung der Knochen durch Gelenke ist es ermöglicht, dass der Körper, je nach der Form der letzteren, verschiedene Veränderungen in der gegenseitigen Lagerung seiner beweglichen Theile erfahren kann. Da sich nun die ein Gelenk constituirenden Theile in einer bestimmten Gleichgewichtslage befinden, in welcher sie durch die Wirkung der Schwere und durch die Spannungsverhältnisse der um das Gelenk gelagerten Weichtheile erhalten werden, so ist es nothwendig, dass diese Theile durch äussere Einflüsse aus der Gleichgewichtslage gebracht und auch wieder in dieselbe zurückgeführt werden müssen, wenn derartige Gestaltsveränderungen zu Stande kommen sollen.

Die Aufgabe, Gestaltsveränderungen hervorzurufen, kommt den Muskeln zu, welche auch dementsprechend die Gelenke auf die Weise umgeben, dass sie ganz bestimmte Wirkungen auf diese entfalten können. Wir finden daher an Gelenken, in welchen die Bewegung um eine Axe stattfindet, die Musculatur zu beiden Seiten dieser Axe gelagert; Gelenke jedoch, welche Bewegungen nach mehreren Richtungen gestatten, sind mehr oder weniger vollkommen von Muskeln umgeben.

1) Böhm, Die Mechanik der Ortsveränderung mit besonderer Berücksichtigung des Pferdes, Arch. f. w. u. p. Thierheilkunde, 13. Bd., pag. 300.

Die Einwirkungen der Muskeln auf die Knochen geschehen nach Art der Hebel, wobei der Angriffspunkt der Kraft durch die Ansatzstelle des Muskels, der Angriffspunkt der Last durch den Schwerpunkt der im Gelenke aufgehängten Theile gegeben ist. Die Hebelarme der Kraft und der Last werden gebildet durch die senkrechten Entfernungen derselben von dem Drehungspunkte, welcher in dem zugehorigem Gelenke gelegen ist.

Liegen die Angriffspunkte der Kraft und der Last nach derselben Seite vom Drehungspunkte, so wirken die Muskeln wie auf einarmige Hebel. Eine Einwirkung der Muskeln auf die Knochen wie auf zweiarmige Hebel, bei welchen der Drehungspunkt zwischen dem Angriffspunkte der Kraft und jenem der Last gelegen ist, treffen wir nur dort, wo Streckmuskeln sich an besonderen Knochenfortsätzen anheften.

Bei dem Hebel ist die Wirkung der Kraft um so grösser, je länger der zugehörige Hebelarm ist und je mehr sich die Richtung der Kraft auf den Hebel der Senkrechten nähert. In Anwendung dieser physikalischen Grundsätze auf die Wirkung des Muskels ergiebt sich vor Allem, dass derselbe in statischer Beziehung unter Verhältnissen arbeitet, welche für die Entwickelung seiner Kraft sehr ungunstig sind. Der Angriffspunkt der Kraft liegt nämlich dem Drehungspunkte sehr nahe und in der Regel näher als der Angriffspunkt der Last. Aus diesem Grunde allein erklärt es sich schon, warum der Muskel zur Ueberwältigung der Last viel Kraft aufzuwenden gezwungen ist. Eine Ausnahme hiervon ergiebt sich nur für die Wirkung der Streckmuskeln bei auf den Boden festgestellten Extremitäten. — Ein zweiter Grund dafür, dass der Muskel mit grossem Kraftaufwande arbeiten muss, ist in der zumeist spitzwinkeligen Insertion desselben an den Knochen gegeben. Denn denkt man sich die in schiefer Richtung wirkende Kraft nach dem Parallelogramm der Kräfte zerlegt, so ergiebt sich, dass von der Kraft des Muskels ein verhältnissmässig nur kleiner Theil zur Wirkung gelangt, der grössere Theil jedoch für die Bewegung verloren geht. Der Verlust an Kraft ist jedoch nur im Beginne der Bewegung ein so bedeutender, nämlich in so lange, bis der Winkel, welchen der Muskel mit dem Knochen bildet, entsprechend grösser geworden ist, wie z. B. bei den Beugungen in den Gelenken. Daraus erklärt es sich, warum Pferde, welche schwere Lasten fortzuschleppen haben, namentlich bei dem Bergaufgehen, die Gelenke ihrer Gliedmassen stärker beugen, um die Wirkung der Streckmuskeln auf die Knochen unter einem grösseren, nahezu rechten Winkel zu ermöglichen [Roloff[1])]. Die Nachtheile der spitzwinkeligen Insertion in statischer Beziehung werden bei manchen Muskeln, durch die Anheftung an vorspringende Knochenhöcker, durch die Einschaltung von Sesambeinen (Kniescheibe, Hackenbein, Gleichbein, Strahlbein), sowie auch dadurch gemindert, dass die Sehne des Muskels über eine

1) Roloff, Die Beurtheilungslehre des Pferdes und des Zugochsen, 1870, pag. 39.

Rolle zur Anheftungsstelle gelangt (oberer schiefer Augenmuskel), weil hierdurch der Winkel, unter welchem sich der Muskel an den Knochen ansetzt, ein grösserer wird. Eine Anheftung des Muskels unter einem rechten oder doch nahezu rechten Winkel finden wir nur ausnahmsweise vor — so z. B. bei den Kaumuskeln, den Kopfbeugern etc. — da sich eine ausgebreitete Verwendung einer solchen Insertion unter einem rechten Winkel mit der schönen und zweckmässigen Form des Thierkörpers schwer vereinen liesse. —

Bei der Contraction des Muskels werden nun die beiden Ansatzpunkte desselben genähert. Die Reibung im Gelenke, welche von dem Muskel dabei überwunden wird, ist eine so geringfügige, dass die Arbeit des Muskels fast vollständig in Form von Bewegung geleistet wird.

Nur dann, wenn ein stärkeres Aneinanderpressen der Gelenke stattfindet, wie im Beginne der Beugung, ist auch die Reibung in den Gelenken, welche der Muskel zu überwinden hat, wesentlich vermehrt und die Wirkung desselben in Bezug auf die Bewegung wesentlich vermindert; die geleistete Arbeit erscheint hier hauptsächlich in Form von Wärme. Bei weiter fortschreitender Beugung jedoch tritt die bewegende Kraft des Muskels deutlicher hervor, da nun die Pressung an den Gelenksenden abnimmt. Bei dem Uebergange aus der Beuge- in die Streckstellung macht sich umgekehrt die erhöhte Reibung erst zu Ende der Bewegung geltend. Ihrer Geringfügigkeit wegen kann die Reibung bei der Beurtheilung der Leistung der Muskeln vollkommen vernachlässigt werden, und kommen daher nur die Grösse der entwickelten Kraft und die Grösse der Bewegung in Betracht. In statischer Beziehung liegen die Verhältnisse für die Kraftentwickelung des Muskels insofern ungünstig, als, wie schon oben hervorgehoben wurde, die Hebelarme der Kraft gewöhnlich kürzer sind als jene der Last. Wenn auch die Muskeln bei einer solchen Anordnung relativ nur geringe Kraftwirkungen zu entfalten vermögen, so gestattet jedoch diese Anheftungsweise eine grössere Ausgiebigkeit der Bewegungen. Am deutlichsten treten diese Verhältnisse zu Tage bei Beuge- und Streckbewegungen an den Extremitäten, wenn sich dieselben im Schweben befinden. Soll z. B. die im Schweben befindliche vordere Extremitat im Ellbogengelenke gestreckt werden, so findet die Drehung im Gelenke selbst statt, der Angriffspunkt der Kraft befindet sich am Ellbogenhöcker, und ist daher der Hebelarm der Kraft ein sehr kurzer.

Die dem Gelenke nahen Theile legen nur kurze Wegstrecken bei geringer Geschwindigkeit zurück, die freien Enden der bewegten Theile der Gliedmaasse müssen in derselben Zeit einen längeren Weg mit grösserer Geschwindigkeit zurücklegen; die Bewegungsgrösse derselben wird hierdurch bedeutend gewinnen, obwohl die Muskeln nur eine geringfügige Verkürzung erfahren haben. Nach dieser Wirkung der Muskeln auf die Knochen sind diese Hebel als Geschwindigkeits- oder als Wurfhebel zu bezeichnen.

Sind die Extremitäten auf dem Boden festgestellt, so wirken die

Strecker auf den Knochen nach Art der Krafthebel, d. h. es liegt der Angriffspunkt der Last dem Drehpunkte näher als der Angriffspunkt der Kraft. Die Muskeln wirken daher auf die Bewegung durch Vermittelung eines längeren Hebelarmes, und wird hierdurch das Moment der Kraft in statischer Beziehung sich günstiger gestalten, wenn auch die Bewegung langsamer erfolgt.

Ist beispielsweise der Vorderfuss auf den Boden gestellt, und soll nun eine Streckung im Ellbogengelenke stattfinden, um die Körperlast nach vorwärts zu schieben, so liegt der Drehpunkt, da das Handwurzelgelenk festgestellt ist, im Fesselgelenke, der Angriffspunkt der Last im Ellbogengelenke selbst, der Angriffspunkt der Kraft an der Ansatzstelle der Streckmuskeln am Ellbogenhöcker. In ganz gleicher Weise findet die Wirkung der Muskeln auf die Knochen als auf einen Krafthebel auch bei der Streckung im Sprunggelenke statt, wenn die Extremitat auf dem Boden aufruht. —

Bei der Beurtheilung der durch die Zusammenziehung der Muskeln hervorgerufenen Bewegung ist zunachst auch die Gestalt der Muskeln insofern zu berücksichtigen, als die Leistung derselben von ihrem Querschnitte und von ihrer Länge abhängig ist. Die Lange des Muskels hat auf die Höhe des Hubes Einfluss; sein physiologischer Querschnitt auf die Kraftentfaltung; nach Lesshaft[1]) soll sich auch die Leistungskraft eines Muskels mit der grösseren Ausbreitung seiner Insertionsflächen. steigern. Es wird daher der lange Muskel dementsprechend die Ausgiebigkeit der Bewegung mehr begünstigen als der kurze Muskel von gleichem Querschnitte. Anderseits wird bei gleicher Länge der Muskeln mit der Zunahme des Querschnittes auch eine entsprechend grössere Kraftentfaltung ermöglicht werden. Da nun aber längere Muskeln auch zur Vollendung ihres Hubes längerer Zeit bedürfen als kürzere Muskeln, so werden letztere eine Bewegung in kürzerer Zeit, d. h. mit grösserer Geschwindigkeit vollenden. Eine Unterstützung für die Ausführung der Bewegungen ist auch noch dadurch gegeben, dass die Muskeln im Thierkörper sich in einem gewissen Spannungszustande befinden, der dadurch bedingt ist, dass die Entfernung der beiden Insertionspunkte des Muskels die Länge desselben etwas übertrifft. Die Contraction kann daher unmittelbar auf die Lageveränderung der zu bewegenden Theile einwirken, ohne dass durch dieselbe zuvor der Muskel angespannt werden muss, durch welche Einrichtung eine wesentliche Ersparniss an Kraft erzielt wird.

Die Skeletmuskeln sind entweder längsgefasert oder sie sind gefiedert, und zwar entweder einfach oder mehrfach gefiedert (sehnenfaltig — Stoss[2]). Im ersteren Falle wird die Richtung, in welcher

---

1) Lesshaft, P. Ueber die verschiedenen Muskeltypen und die Verschiedenheit der Ausprägungsweise der Muskelkraft. Mém. de l'Akad de St. Petersbourg XXXII, 1884 (cit. nach Schmidt, Jahrbücher CCIV. pag. 17. 1884.).

2) Stoss, Untersuchungen über die Skeletmuskulatur des Pferdes. Deutsche Zeitschr. f. Thiermed. 13. Bd. 2. u. 3. Heft S. 146.

sie einen Zug auszuüben vermögen, in die Fortsetzung des Faserverlaufes fallen. Sind sie jedoch gefiedert, d. h. setzen sie sich aus Faserbündeln zusammen, welche unter spitzen Winkeln mit der Sehne vereinigt sind, dann liegt die Zugrichtung derselben in jener Linie, in welcher sich sämmtliche Fasern schneiden würden. Nehmen aber die Fasern der einzelnen Theile eines Muskels einen zum Ansatzpunkte sehr verschiedenartigen Verlauf, so ist die Zugrichtung des gesammten Muskels durch die Resultirende der Zugrichtungen der einzelnen Muskelportionen gegeben.

Die Muskeln, welche in ihrem Verlaufe nur ein Gelenk überspringen, vermögen nur nach einer Richtung hin eine Wirkung zu entfalten. Sollten daher alle Bewegungen nur durch die Wirkung eingelenkiger Muskeln vollführt werden, so müssten jeder Art von Bewegung besondere Muskeln vorstehen. Durch die Einrichtung der zwei- oder vielgelenkigen Muskeln, welche während ihres Verlaufes über zwei oder mehrere Gelenke hinwegziehen, wird insofern eine Ersparniss an Muskeln erzielt, als dieselben je nach ihrer Wirkung auf die einzelnen Gelenke verschiedene Bewegungen auszuführen vermögen. Die hierbei erfolgende Ersparung an Arbeit ist besonders bei den Zehengängern sehr auffallend, da bei diesen Thieren die Muskeln der Hauptsache nach über dem Vorderknie resp. dem Sprunggelenke ihre Lage haben [Fick[1])]. Bei gewissen Stellungen in den Gelenken kann es bei diesen Muskeln einerseits geschehen, dass in Folge zu bedeutender Annäherung beider Insertionspunkte dieselben sich nicht mehr so weit verkürzen können, um eine bestimmte Bewegung auszulösen — active Insufficienz — [Henke[2]), Hüter[3])], andererseits können aber die Muskeln auch in einen solchen Zustand von Spannung versetzt werden, dass sie nach Art straffgespannter Bänder auf die Bewegung anderer Muskeln hemmend einwirken — passive Insufficienz. — Gewisse Muskeln unterstützen sich bei ihrer Contraction in der Art, dass sie dieselbe Form der Bewegung hervorrufen. Man bezeichnet dieselben als Synergeten. Als solche wirken z. B. alle Muskeln, welche bei der Einathmung und alle Muskeln, welche bei der Ausathmung thätig sind. Jene Muskeln hingegen, welche bei ihrer Zusammenziehung der Thätigkeit anderer Muskeln entgegenwirken, bezeichnet man als Antagonisten. Hierher gehören z. B. die Beuger und die Strecker, die Ein- und Ausathmungsmuskeln u. s. w. — Durch eine gleichzeitige Thätigkeit aller ein Gelenk umgebenden Antagonisten wird dasselbe festgestellt. Die Wirkung der Antagonisten kommt aber auch noch insofern in Betracht, als bei der Contraction des einen Muskels oder

1) A. Eugen Fick, Ueber zweigelenkige Muskel, Arch. f. Anat. u. Physiol. 1879.

2) l. c.

3) C. Hüter, Ueber Längeninsufficienz der bi- und polyarthrodialen Muskeln. Arch f. path. Anatomie XLVI.

der einen Muskelgruppe, so z. B. der Beugergruppe, der antagonistisch wirkende Muskel oder die betreffende Muskelgruppe, wie z. B. die Gruppe der Streckmuskeln, in Spannung versetzt wird. Die elastischen Kräfte, welche bei der Dehnung der zuletzt genannten Muskeln angehäuft werden, treten mit dem Aufhören des Contractionszustandes des thätigen Muskels in Wirksamkeit und führen den bewegten Körpertheil in die Gleichgewichtslage zurück.

Uebrigens können Muskelgruppen bald als Synergeten, bald aber wieder als Antagonisten thätig sein. Ein Beispiel hierfür sind das Zwerchfell und die Bauchmuskeln. Gewöhnlich wirken diese Muskeln als Antagonisten, wie bei den Athmungsbewegungen, sie wirken aber auch als Synergeten, wie bei der Thätigkeit der Bauchpresse zur Verkleinerung des Bauchraumes.

Die specielle Bewegungslehre.

Das Stehen.

Jene natürliche Gleichgewichtsstellung des Thierkörpers, bei welcher die Schwerlinie desselben innerhalb der Begrenzung der Unterstützungsfläche fällt, und bei welcher die Thiere auf gestreckten Extremitäten an Ort und Stelle verharren, bezeichnet man als Stehen.

Bei der Beurtheilung dieser Gleichgewichtsstellung kommt zunächst einerseits die Lage des Schwerpunktes, andererseits die Form der Unterstützungsfläche in Betracht.

Ueber die Lage des Schwerpunktes im Thierkörper ist nur sehr Weniges bekannt. Eine genaue Bestimmung der Lage desselben ist nur für den Körper der Einhufer versucht worden. Während Hochstetter[1]) denselben in eine frontale Ebene verlegt, welche unmittelbar hinter dem Widerrist an dem Anfange des lasttragenden Rückens gelegen ist, befindet sich der Schwerpunkt nach Colin[2]) beiläufig dort, wo die Medianebene von folgenden beiden Linien, nämlich: von einer verticalen Linie, welche hinter dem Schwertfortsatze des Brustbeines zu liegen kommt, und von einer horizontalen Linie, welche in die Grenze zwischen mittlerem und unterem Drittel des Rumpfes fällt, durchschnitten wird.

Es fällt demnach der Schwerpunkt den Vordergliedmassen näher als den Hintergliedmassen, wie dies auch schon früher durch die Versuche von Morris und Baucher[3]) festgestellt wurde und welche Ver-

1) Hochstetter, Theoretisch-practisches Handbuch der äusseren Pferdekenntniss, Wartung und Pflege des Pferdes 1831.

2) Colin, Traité de Physiologie comparée des animaux, t. I, pag 416.

3) cit. nach Baumeister, Anleitung zur Kenntniss des Aeusseren des Pferdes.

suche durch Colin eine Bestätigung erfahren hatten. Morris und Baucher stellten nämlich ein proportionirt gebautes Pferd mit den Vorder- und Hinterfüssen je auf eine Brückenwage und bestimmten auf diese Weise, bei einem Gewichte von 210 *kg* für die Vorhand und von 174 *kg* für die Nachhand, das Uebergewicht jener über diese bei gewöhnlicher Kopfhaltung mit 36 *kg*. Bei gesenktem Kopfe betrug die Ueberlastung der Vorhand 52 *kg*; bei erhobenem Kopfe 16 *kg*. Die Ueberlastung der Vorhand wird, wie dies aus diesen Versuchen erhellt, wesentlich durch das Gewicht des Kopfes und Halses beeinflusst. Bei gewöhnlicher Haltung des Kopfes verhält sich demnach das Gewicht der Vorhand zu dem Gewichte der Nachhand wie 10 : 7. — Nach Colin's[1]) Wägungen betrug bei einem Pferde das Gewicht der Vorhand 246 *kg*, jenes der Nachhand 173 *kg*; es ergab sich für dieses Pferd ein Uebergewicht von 73 *kg* für die Vorhand und ein Verhältniss der Vorhand zur Nachhand wie 10 : 7; bei einem anderen Pferde wurde von Colin die Vorhand mit 280 *kg*. die Nachhand mit 192 *kg* gewogen; es war die Nachhand daher um 88 *kg* leichter; das Verhältniss zwischen Vor- und Nachhand gestaltet sich wie 10 : 6,8. — Rabe und B....[2]) bestimmten bei einem Pferde das Gewicht der Vorhand mit 270 *kg*, jenes der Nachhand mit 184 *kg*, was ein Uebergewicht der ersteren um 86 *kg* und ein Verhältniss zwischen beiden wie 10 : 6,8 ergiebt.

Vergleichende Wägungen, welche wir an einem erwachsenen Rinde von 246 *kg* Körpergewicht vorgenommen haben, ergaben bei gewöhnlicher Kopfhaltung 132 *kg* für die Vorhand und 114 *kg* für die Nachhand; das Uebergewicht der Vorhand betrug 18 *kg* und das Verhältniss der Vorhand zur Nachhand war wie 10 : 8,6. Wenn Wägungen an einem Thiere einen Schluss gestatten, so scheint nach denselben der Schwerpunkt bei dem Rinde etwas weiter nach rückwärts zu fallen, was bei dieser Thierart wol durch die starke Anfüllung des Pansens und des Darmes bedingt sein dürfte.

Analoge Wägungen an einem veredelten Schweine von 30,1 *kg* Körpergewicht erwiesen ein Gewicht der Vorhand von 17,8 *kg* und der Nachhand von 12,3 *kg*; die Vorhand war bei diesem Thiere 5,5 *kg* schwerer, und das Gewicht der Vorhand zu jenem der Nachhand verhielt sich wie 10 : 6,9.

Die Lage des Schwerpunktes beim Schweine dürfte mit Bezug auf die Resultate der Wägungen Colin's an Pferden mit der Lage des Schwerpunktes bei Pferden ziemlich übereinstimmen.

Endlich nahmen wir auch noch Wägungen an Hunden verschiedener Grösse und Rasse vor. Die Resultate dieser Wägungen waren folgende:

---

1) l. c.

2) Rabe und B...., Determination des lignes de gravité du cheval en station régulière non monté et monté. Archives vétérinaires 1883, pag. 583.

	Körpergewicht	Gewicht der Vorhand	Gewicht der Nachhand	Das Uebergewicht der Vorhand	Verhältniss zwischen Vor- und Nachhand
	kg	kg	kg	kg	
Kleiner Rattler	3,80	2,55	1,25	1,30	10 : 4,9
Bulldogg	15,00	9,95	5,05	4,90	10 : 5
Neufundländer .	43,15	28,60	14,55	14,05	10 : 5
Engl. Dogge . .	51,40	32,90	18,50	14,40	10 : 5,6
Engl. Dogge . .	53,70	35,50	18,20	17,30	10 : 5,1

Der Schwerpunkt liegt also, wie diese Wägungen beweisen, jedenfalls weiter nach vorne als bei den anderen in Betracht gezogenen Thieren.

Jene verticale Linie, welche vom Schwerpunkt aus den Boden trifft, bezeichnet man als Schwerlinie.

Bei dem Stehen der vierfüssigen Thiere fällt dieselbe in den vorderen Abschnitt der Unterstützungsfläche, nämlich jener Fläche, deren Begrenzung durch die Verbindungslinien der auf den Boden gesetzten Endtheile der Extremitaten gegeben ist. Ist die Körperlast durch alle vier Extremitäten gleichmässig unterstützt, so wird bei diesen Thieren die Unterstutzungsflache die Form eines Rechteckes besitzen, dessen kurze Seiten durch den Abstand der Endpunkte der beiden vorderen bezw. der beiden hinteren Extremitäten, dessen lange Seiten durch die Entfernung zwischen den Endpunkten der gleichseitigen Extremitäten gegeben sind. Denkt man sich nun dieses Rechteck wieder durch die beiden Diagonalen in vier Dreiecke zerlegt, so trifft die Schwerlinie den Boden innerhalb des hinteren Dritttheiles des vordersten Dreieckes.

Diese Form der Unterstützungsfläche erleidet jedoch dann eine Ab änderung, wenn die Körperlast nur durch drei Extremitäten getragen wird, während die vierte Extremität unbelastet bleibt. Unter diesem Umstande erhält die Unterstützungsfläche die Gestalt eines Dreieckes, die Schwerlinie trifft hier den Boden innerhalb dieses Dreieckes und zwar näher gegen die beiden gleichseitigen unterstützenden Extremitäten zu, da auch der Schwerpunkt durch ein Ueberneigen des Rumpfes nach dieser Richtung hin verschoben wird. Diese Verlegung des Schwerpunktes nach rechts oder nach links geschieht durch Wirkung jener Muskeln, welche vom Rumpfe zu den Extremitäten ziehen, und zwar sind dies für die vorderen Extremitäten namentlich die Brustmuskeln, für die hinteren Gliedmassen die Einwärtszieher des Hinterschenkels, sowie der M. pectineus und der M. gracilis. Eine derartige Form der Unterstützungsfläche beim Stehen finden wir namentlich bei jener Ruhestellung der Einhufer dann, wenn sie eine hintere Gliedmasse dadurch entlasten, dass sie dieselbe etwas gebeugt vorsetzen, nach einwärts stellen und nur deren Zehe mit dem Boden in Berührung bringen. Eine dreieckige Form der Unterstützungsfläche ist auch bei den Hunden beim Aufheben eines Vorderfusses zu beobachten, wie sie dies zu thun

pflegen, wenn sie z. B. ihre gespannte Aufmerksamkeit nach gewissen, sie interessirenden Gegenständen hin richten.

Die Unterstützung des Körpers bei dem Stehen geschieht durch die vier Extremitäten, und zwar ist das hintere Extremitätenpaar durch das Hüftgelenk in unmittelbarer fester Verbindung mit dem Rumpfe, während derselbe zwischen den vorderen Extremitäten nur durch Muskel und Sehnen aufgehängt erscheint. Die Muskeln, welche hierbei besonders mitwirken und dann auch gleichzeitig die Feststellung des Schulterblattes besorgen, sind namentlich der dreieckige Schultermuskel, der Aufheber des Schulterblattes, der rautenförmige und der breitgezahnte Muskel. Ein Abdrängen des Buggelenkes vom Rumpfe wird durch jene Muskeln verhindert, welche von diesem aus theils zum unteren Ende des Schulterblattes, theils zum oberen Ende des Oberarmbeines hinziehen, daher besonders durch die Brustmuskel und den breiten Rückenmuskel. Eine Unterstützung der Körperlast durch die vier Extremitäten ist nur dann möglich, wenn die Knochen derselben, welche nicht durchwegs geradlinig aneinander gefügt sind, sondern sich zum Theile in Winkelstellungen gegen einander befinden, durch Muskel-, Sehnen- und Bänderwirkung in einer bestimmten Stellung zu einander erhalten werden. Die Grösse der Winkel, unter welchen die einzelnen Knochen zu einander stossen, ist bei den einzelnen Thierarten, ja selbst bei den einzelnen Individuen derselben Art eine sehr verschiedene; die Einrichtungen für die Feststellung dieser Winkel sind jedoch ihrer Hauptsache nach überall die gleichen.

An der vorderen Extremität bildet das Schulterblatt mit dem Oberarmbeine einen nach hinten offenen Winkel, welcher, wenn das Schulterblatt an dem Rumpfe fixirt ist, durch den langen Vorarmbeuger in seiner Grösse erhalten wird. Die Feststellung in dem nach vorne offenen Ellbogengelenke geschieht durch die Streckmuskeln des Vorarmes, welche sich am Ellbogenhöcker festsetzen, und jene in dem nach hinten offenen Vorderkniegelenke zum Theile durch die sehnige Ausbreitung des langen Vorarmbeugers, zum Theile durch Bandapparate. Die Erhaltung der Winkelstellung im Fessel geschieht bei den Einhufern, Wiederkäuern und beim Schweine durch die Beugesehnen des Huf- und Kronenbeinbeugers, vorzüglich jedoch durch die Gleichbeinbänder, von welchen das obere Band (Fesselbeinbeuger, M. interosseus med.) bei dem Pferde nur wenige, bei dem Rinde viele Muskelfasern zwischen den Sehnenbündeln eingestreut enthält.

Beim Schweine und den Fleischfressern wird das obere Gleichbeinband durch einen Muskel ersetzt. Eine Verstärkung erhält diese Einrichtung, welche die Körperlast auf die Endtheile der Gliedmassen überträgt, durch die von dem oberen Gleichbeinbande nach vorne zur Sehne des Zehenstreckers ziehenden Bänder. Ist die Extremität auf diese Weise in den Gelenken festgestellt, und zieht man nun von der Beule der Schultergräte, welche Beule dem Aufhängepunkte der Schulter, also dem Ansatze des breitgezahnten Muskels entspricht, eine Senkrechte

nach abwärts, so durchschneidet dieselbe das Ellbogen-, das Knie- und das Fesselgelenk und trifft bei dem Pferde, dem Rinde und dem Schweine den Boden hinter den Ballen des Hufes resp. der Klauen. Bei dem Schafe fällt dieselbe schon in den hinteren Abschnitt des Klauenspaltes und bei den Fleischfressern in den grossen Sohlenballen am ersten Zehengelenke.

Die Feststellung der winkeligen Verbindung der Knochen, welche die hinteren Extremitäten zusammensetzen, geschieht bei dem Stehen in analoger Weise wie an den vorderen Gliedmassen. Bei festgestelltem Becken wird die nach vorne zu offene Winkelstellung zwischen diesem und dem Oberschenkel durch den grossen, hauptsachlich aber durch den mittleren Beckenmuskel erhalten. Diese Muskeln werden in dieser ihrer Wirkung durch jene Muskel unterstützt, welche an der Kniescheibe ihren Ansatz haben und gleichzeltig in Gemeinschaft mit dem zweibäuchigen Sprunggelenksstrecker und dem Kronenbeinbeuger (M. plantaris) das nach hinten offene Kniegelenk in seiner Lage erhalten. Im Sprunggelenke, welches einen nach vorne offenen Winkel darstellt, wirken vor Allem die starken Strecker einem Zusammengedrücktwerden dieses Gelenkes durch das Körpergewicht entgegen. Der Trageapparat am Fessel der hinteren Gliedmassen verhält sich ähnlich wie jener an den vorderen Gliedmassen. Zieht man von den Hüftgelenken, welche an der Nachhand den Unterstützungspunkt durch die hinteren Extremitäten abgeben, eine senkrechte Linie nach abwärts, so trifft diese Linie das Sprunggelenk, das Fesselgelenk in seinen hinteren Abschnitten und den Boden hinter den Ballen.

Bei der Feststellung der Knochen in den Gelenken werden die Sehnen und die Bänder namentlich von den Streckmuskeln unterstützt, welche sich auch an den Extremitäten in stärkerer Entwickelung und grösserer Zahl vorfinden als die Beugemuskeln. Durch die Mitwirkung der Muskeln wird aber auch die Ermüdung erklärt, welche nach längerem Stehen ebenso auftritt wie nach vorausgegangenen Ortsbewegungen.

Nur für die Pferde ist diesbezüglich eine Ausnahme gegeben, als diese Thiere diese Stellung lange beibehalten können, da sie in derselben vollkommen auszuruhen vermögen. Dies geschieht zunächst dadurch, dass die Pferde zeitweise die Last ihres Körpers durch drei Extremitäten unterstützen und daher abwechselnd bald die eine, bald die andere hintere Gliedmasse vollständig entlasten. Hauptsachlich findet aber das Nichtermüden bei dem Stehen der Pferde seine Erklärung in den bereits oben erwähnten Einrichtungen zur Feststellung der Gelenke, besonders aber darin, dass einzelne Muskeln an den Extremitäten theilweise sehnig sind oder durch sehnige Gebilde vollständig ersetzt sind, worauf Möller[1]) mit Recht besonderes Gewicht legt.

Das Schultergelenk wird durch die sehnigen Einlagerungen des

---

1) Möller, H. Klinische Diagnostik der äusseren Krankheiten der Hausthiere 2. Aufl. 1890. pag. 139.

zweiköpfigen Vorarmbeugers (M. biceps brachii) fixirt. Für das Ellbogengelenk erfüllen denselben Zweck die sehnigen Einlagerungen der sämmtlichen Beuger und Strecker der Handwurzel und der Phalangen, welche am unteren Ende des Oberarmbeins ihren Ursprung nehmen und werden dieselben von den sie uberziehenden Fascien und Aponeurosen hierbei unterstützt. Die Festellung in der Handwurzel und den weiter nach ab

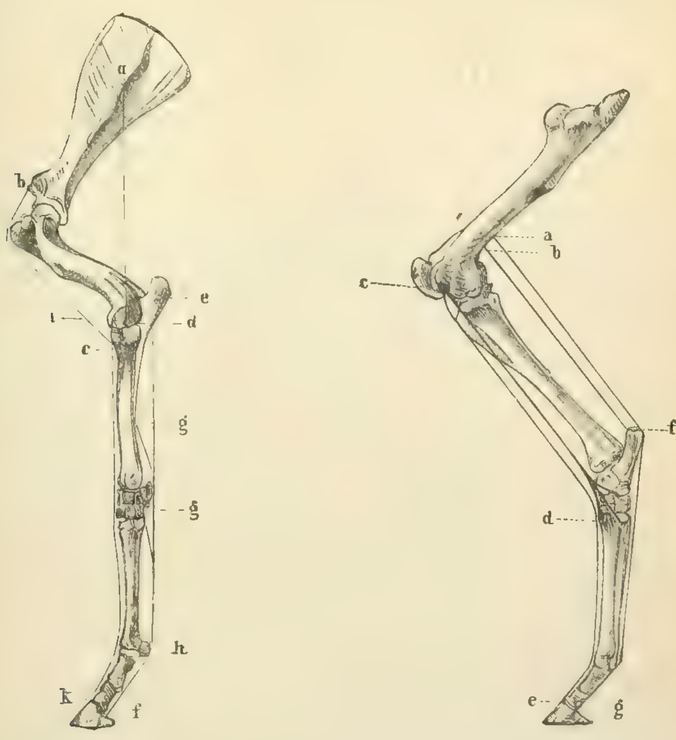


Fig. 12. Schematische Darstellung d. Tragapparates am Vorderschenkel des Pferdes. *a* Drehpunkt des Schulterblattes. *b* Obere Insertion des M. biceps brachii. *c* Untere Insertion des M biceps brachii. *d* Axe des Ellbogengelenkes. *e* Beugeknorren des Armbeines (Anheftung d. Beugeapparates). *f* Untere Insertion d. langen Zehenbeugers. *g g* Unterstützungsbänder. *h* Lage der Zehenbeuger an den Sesambeinen. *i* Obere Insertion der Streckmuskeln (Streckknorren d. A.). *k* Untere Insertion des langen Zehenstreckers. (Nach Möller.)

Fig. 13. Schematische Darstellung d. Tragapparates am Hinterschenkel des Pferdes. *a* Obere Insertion des Kronenbeinbeugers. *b* Obere Insertion der Wadenmuskeln. *c* Obere Insertion des Schienbeinbeugers. *d* Untere Insertion des Schienbeinbeugers. *e* Untere Insertion der Zehenstrecker. *f* Untere Insertion der Wadenmuskeln. *g* Untere Insertion des Hufbeinbeugers. (Nach Möller.)

wärts gelegenen Gelenken wird durch die Sehnen der Beugemuskeln (Hufbeinbeuger, Kronenbeinbeuger, und auch sehniger m. interosseus med.) erreicht, indem die Knochen auf denselbem aufruhen und vielfach durch Bänder mit ihnen verbunden sind. Dieselbe erfährt im Carpalgelenke

überdies durch die Form der Gelenksflächen selbst eine weitere Unterstützung. Die Feststellung in allen diesen Gelenken erfolgt daher durch die Wirkung der angeführten Sehnen und durch Spannung der Muskeln ohne active Muskelarbeit, wodurch dem Eintritte der Ermudung gleichfalls vorgebeugt wird.

Die hinteren Gliedmassen des Pferdes werden im Knie- und Sprunggelenke vorwiegend durch den Schienbeinbeuger und zwar vorzüglich durch dessen sehnige Partien sowie durch die sehnigen Einlagen des Musc. Gastrocnemius bewirkt (Möller, l. c. p. 181), wobei sie durch die Spannung des Kronenbeinbeugers, des Hufbeinbeugers sowie der Zehenstrecker unterstützt werden. Die unterhalb gelegenen Gelenke werden in analoger Weise wie an den vorderen Extremitäten fixirt.

Ausser der Unterstützung des Körpers durch die Extremitäten kommt beim Stehen noch die Feststellung des Kopfes, des Halses und des Rumpfes in Betracht. Die Feststellung des Rumpfes geschieht in der Wirbelsäule durch die Verbindungen der einzelnen Wirbel untereinander, durch jene Muskeln, welche an der oberen und an der unteren Seite der Wirbelsäule ihre Lage haben, ferner durch die Bauchmuskeln und ihre sehnigen Ausbreitungen und endlich auch durch die elastische Bauchhaut, welche wesentlich dazu bestimmt ist, das Gewicht der Baucheingeweide zu tragen. — Die Stellung des Kopfes und des Halses wird durch die zahlreichen Streckmuskeln erhalten, welche sich an diesen Körpertheilen vorfinden; bei den Einhufern und bei den Wiederkäufern ausserdem noch durch das sehr stark entwickelte Nackenband, welches bei dem Schweine und bei den Fleischfressern nur in seiner Halsparthie entwickelt ist. — Die Haltung des Schweifes hat für das Stehen der Haussaugethiere keine wesentliche Bedeutung, und ist die bei den einzelnen Thieren so verschiedene Haltung desselben grossentheils durch Muskelwirkung bedingt.

Bei den Vögeln liegt der Schwerpunkt des Körpers vor den Hüftgelenken. Da nun bei dem Stehen das Gleichgewicht nur dann erhalten werden kann, wenn die Schwerlinie in den Bereich der Unterstützungsfläche fällt, so müssen die Vögel — wie Colin[1]) besonders hervorhebt — zu diesem Zwecke ihren Körper entweder aufrichten oder sie müssen ihre Füsse unter dem Körper nach vorne schieben. Wegen der relativ geringen Ausdehnung ihrer Unterstützungsfläche, welche durch die Umgrenzung der ausgebreiteten Zehen beider Füsse gegeben ist, wird es nothwendig, dass bei diesen Thieren Bewegungen mit dem Kopfe, mit dem Halse, mit den Flügeln und mit dem Schweife zur Erhaltung des Gleichgewichtes mitwirken. Die Thatsache, dass die Vögel so lange Zeit und dann mitunter auch nur auf einem Beine zu stehen vermögen, ohne zu ermüden, findet nach Duméril[2]) darin ihre Erklärung, dass neben der durch Bänder und Muskelwirkung bedingten Begrenzung der Beugung und Streckung in den Gelenken überhaupt ausserdem noch ein eigenthümlicher Mechanismus am Beingelenke und am Fussgelenke die Feststellung dieser Gelenke ermöglicht. An dem zuerst genannten Gelenke stemmt sich bei sehr starker Beugung oder auch

1) l. c. p. 376.
2) Colin. l. c. p. 376.

Streckung der Kopf des Wadenbeines, welcher durch ein elastisches Band mit dem Oberschenkelbeine in Verbindung steht, durch Wirkung dieses Bandes gegen eine jener beiden Knochenvertiefungen, welche vor und hinter einer Knochenleiste am äusseren Knorren des Oberschenkelbeines sich vorfinden. In Folge dieser Einrichtung bedarf es zur Feststellung im Kniegelenke keiner weiteren Muskelthätigkeit. Im Fussgelenke[1]) findet die Feststellung durch folgende Einrichtung statt. Der verticale Halbmesser des unteren Endes der Tibia ist kürzer als der nach vorne und nach hinten gezogen gedachte. Da in Folge dessen bei dem Beugen in diesem Gelenke die beiden Seitenbänder sehr gespannt werden, so führen dieselben durch ihre elastische Kraft die Gelenkenden in jene Streckstellung zurück, bei welcher sich die Gelenksflächen mit ihren kleinsten Radien gegenüberstehen. Es findet daher auch die Feststellung des gestreckten Fussgelenkes ohne Mitwirkung von Muskeln einzig und allein durch Bänderwirkung statt. Vermögen die Vögel die Unterlage, auf welcher sie stehen, mit ihren Zehen zu umgreifen, so z. B. die Sitzstange, einen Ast und dergl., so tritt hauptsächlich in Folge der eigenthümlichen Lagerung der Zehenbeuger, welche theils am oberen Ende des Oberschenkelbeines, theils vom oberen Ende der Knochen des Unterschenkels entspringen und an der Streckseite des Knie- und Fussgelenkes verlaufen, die Wirkung dieser Muskeln um so mehr hervor, je stärker diese Gelenke gebeugt werden. Dieser rein mechanischen Einrichtung wegen vermögen die Vögel in dieser Stellung bedeutend länger auszuharren und sich in derselben auch während des Schlafes aufrecht zu erhalten. Stehen die Vögel nur auf einem Beine, so verlegen sie hierbei den Schwerpunkt ihres Körpers so weit gegen das stützende Bein, dass die Schwerlinie in die Unterstützungsfläche fällt, welche hier nur durch die Umrahmung der Zehen dieses einen Beines gegeben ist.

Das Niederlegen, das Liegen und das Aufstehen.

Sind die Thiere in Folge von vorausgegangenen Muskelanstrengungen ermüdet, so legen sie sich nieder, um von denselben auszuruhen und sich zu erholen. Eine Ausnahme hiervon bilden die Mehrzahl der Vögel und manche Pferde, welche sich niemals zu Boden legen. Ausser nach Ermüdung wird diese Ruhelage häufig von den Ruminanten dann eingenommen, wenn dieselben wiederkäuen. — Die Art und Weise, wie das Niederlegen geschieht, ist bei den einelnen Thieren eine verschiedene. Die Pferde legen sich derart, dass sie zunächst den Rücken krümmen, die vier Gliedmassen unter dem Leibe einander nähern: indem sie letztere nun beugen, nähern sie den Rumpf allmählig dem Boden und lassen sich dann vorsichtig auf diesen niederfallen. Nur in einzelnen Fällen legen sich die Pferde in derselben Weise nieder wie die Wiederkäuer. Diese Thiere nämlich senken zunächst den Kopf und den Hals, lassen sich nun, indem sie die vorderen Gliedmassen beugen, zunächst auf das eine, dann auf das andere Vorderknie nieder, stellen die Hinterfüsse weit nach vorne unter den Bauch, beugen dieselben dann und lassen sich nun langsam zu Boden fallen. Die Schweine, die Hunde und die Katzen beugen beim Niederlegen in der Regel zunächst die Hinterglieder und dann erst die vorderen Gliedmassen, ehe sie den Rumpf

1) C. Langer, Ueber die Fussgelenke der Vögel, Denkschr. der K. Akad. d. Wissensch. XVI. 1859.

auf den Boden bringen.[1]) Beim Liegen selbst werden von den einzelnen Thierarten verschiedene Lagen eingenommen. So liegen die Pferde gewöhnlich halbaufgerichtet auf den unteren Abschnitten der Seitenbrust, auf der Unterbrust und auf dem Bauche. Sämmtliche Extremitäten sind gebeugt und ausserdem diejenigen der betreffenden Seite, auf welcher die Thiere aufruhen, gleichzeitig auch unter den Leib geschlagen. Der Kopf und der Hals werden bei dieser Art des Liegens in aufrechter Stellung erhalten. Sind die Pferde sehr ermüdet, so legen sich dieselben vollständig auf eine Seite hin, da sie sich in dieser Lage am vollkommensten auszuruhen vermögen. Es berührt hierbei nicht nur die Seitenfläche der Brust, des Bauches und des Hinterschenkels den Boden, sondern auf demselben ruhen auch der Hals und der Kopf flach auf. Die Gliedmassen sind hierbei entweder gerade weggestreckt oder dieselben werden in leichtem Grade gebeugt gehalten.

Die gewöhnlichste Ruhelage, welche von den Wiederkäuern eingenommen wird, ist die halbaufgerichtete Stellung, wie sie auch dem Pferde zukommt; nur wird dabei bei den Ruminanten der Kopf und der Hals nach der freiliegenden Körperseite hin abgebeugt. Seltener ruht der Kopf mit dem Unterkiefer auf dem Boden auf; für kurze Zeit kann derselbe aber auch unter gleichzeitigem sehr starken Abbiegen des Halses selbst auf die Schulter oder auf das Knie aufgestützt werden. Platt auf der Seite liegen die Wiederkäuer nur ausnahmsweise.

Ziegen liegen hier und da auch vollständig aufgerichtet auf der Unterbrust und dem Bauche mit gebeugten und unterschlagenen Extremitäten.

Bei den Schweinen ist die gewöhnliche Lage jene auf der Seite, die halbaufgerichtete Lage wird von diesen Thieren weit seltener angenommen.

Eine eigenthümliche Form einer halbaufgerichteten Lage wird von den Hunden und den Katzen beim Ruhen eingenommen. Dieselben beugen nämlich dabei die ganze Wirbelsäule so stark nach der einen Seite hin, dass sie wie zusammengerollt erscheinen. Die Extremitäten sind hierbei stark gebeugt und der Kopf wird zwischen den Bauch und die Hinterfüsse geschoben. — Liegen diese Thiere in ganz aufgerichteter Stellung, so werden nur die Hinterfüsse gebeugt unter den Leib geschoben, während die Vorderfüsse nur im Ellbogengelenke gebeugt, sonst gestreckt nach vorne gelegt werden. Kopf und Hals sind hierbei entweder aufgerichtet oder liegen auf den Vorderbeinen auf. — Ebenso häufig wie diese Lage wird bei den Fleischfressern aber auch die Seitenlage beobachtet.

Die Schweine, die Hunde und die Katzen vermögen auch in der Art auszuruhen, dass sie sich auf das Hintertheil setzen und den

---

1) Die Vögel lassen sich durch Zusammenbeugen der hinteren Gliedmassen auf die Unterlage nieder.

Vorderkörper durch die gestreckten und aufgerichteten Vorderbeine unterstützen.

Die Vögel liegen mit unter den Bauch geschobenen hinteren Extremitäten auf diesem und der Unterbrust in aufgerichteter Stellung.

Eben so verschieden wie das Niederlegen ist bei den einzelnen Thieren auch die Art, wie sich dieselben vom Boden erheben. Wollen die Pferde aufstehen, so bringen sich dieselben durch die Wirkung der Rumpfmuskulatur der freiliegenden Seite zunächst in die halbaufgerichtete Lage Dadurch, dass sie nun die Vorderbeine nach vorne stellen und strecken, erheben sie die Vorhand, worauf dann unmittelbar durch rasches Strecken der Hinterbeine das Aufrichten der Nachhand folgt.

Die Wiederkäuer stehen in der Art auf, dass sie den Vorderkörper zunächst auf den gebeugten Knieen unterstützen und gleichzeitig das Hintertheil aufrichten; dadurch, dass sie nun eine vordere Extremität nach der anderen auf den Boden aufsetzen und dann strecken, vollenden sie das Aufstehen.

Bei den Wiederkäuern, insbesondere den Rindern, erfolgt ein Krümmen des Rückens nach dem Aufstehen und dann ein Durchstrecken desselben. Dieses Strecken im Rücken ist als ein wichtiges Zeichen für das Gesundsein der Thiere anzusehen.

Die Schweine und die Fleischfresser erheben sich in der gleichen Weise wie die Pferde zunächst mit den Vorderfüssen und dann erst mit dem Hintertheile.

Das Steigen. Das Ausschlagen.

Als Steigen oder Bäumen bezeichnet man jene Bewegung der Thiere, bei welcher sie sich mit dem Vordertheile vom Boden erheben und eine Zeit hindurch die Körperlast durch die hinteren Gliedmassen allein unterstützen. Eine Ortsveränderung wird durch diese Bewegungsform ebensowenig bewirkt wie durch das Ausschlagen und unterscheiden sich dadurch diese beiden Bewegungen von den Ortsbewegungen in Form der Gangarten. —

Um die Bewegung des Steigens auszuführen, welches sowohl während des ruhigen Stehens, als auch während einer Gangart (Schritt und Trab) vollzogen werden kann, müssen die Pferde zunächst die hinteren Gliedmassen etwas weiter nach vorne unter den Leib stellen. Dadurch, dass nun die Thiere den Hals mit dem Kopfe stärker aufrichten, verlegen sie den Schwerpunkt des Körpers weiter nach rückwärts und entlasten damit die Vorhand soweit, dass nun das Erheben derselben ermöglicht ist. Die letztere Bewegung geschieht zunächst hauptsächlich durch die kräftige Zusammenziehung der Kruppen- und der Rückenmuskeln, welche, da die beiden Hinterfüsse in gebeugter Haltung festgestellt sind, hebend auf die Vorhand wirken können. Gleichzeitig mit der Contraction dieser Muskeln erfolgt eine rasche Streckung der vorher leicht gebeugten vorderen Gliedmassen oder wenigstens einer vorderen Gliedmasse allein, durch welche Streckung das Abstossen der

Vorhand vom Boden bewirkt wird. Durch das Zusammenwirken beider Momente wird der Körper soweit aufgerichtet, dass sein Schwerpunkt durch die beiden hinteren Gliedmassen unterstützt werden kann. Da hierbei die Unterstützung des Körpergewichtes durch die beiden hinteren Gliedmassen allein erfolgt, so kann es bei dem geringen Umfange der Unterstützungsfläche und wegen der sehr labilen Gleichgewichtsstellung sehr leicht geschehen, dass die Schwerlinie nach rückwärts oder nach vorwärts über dieselbe hinausfällt und sich die Pferde daher überschlagen oder die Vorhand nicht aufgerichtet erhalten können. Dies suchen die Pferde durch ein fortwährendes Hin- und Hertreten mit den Hinterfüssen zu vermeiden, indem sie so immer wieder eine neue Unterstützungsfläche für den Schwerpunkt gewinnen.

Die Pferde vermögen in dieser aufgerichteten Stellung nur kurze Zeit zu verharren, da hierbei viel Muskelkraft aufgewendet werden muss und besonders die Streckmuskeln an den hinteren Gliedmassen, welche die Feststellung der Nachhand zu besorgen haben, verhältnissmässig stark angestrengt werden.

Die Bewegungsform des Steigens oder Bäumens kommt auch den übrigen Hausthieren zu, nur vollführen dieselbe die kleinen Wiederkäuer, die Hunde und die Katzen mit geringerer Anstrengung als das Rind, welchem das Aufrichten der Vorhand wegen der langen und verhältnissmässig schwach entwickelten Lende grosse Schwierigkeiten bereitet.

Jene Art des Steigens, welche von den männlichen Thieren bei dem Paarungsacte vollzogen wird, unterscheidet sich von der oben beschriebenen dadurch, dass hierbei keine vollkommene Aufrichtung des Körpers erfolgt, sondern sich die Thiere nur so weit vom Boden erheben, dass sie mit den Vorderfüssen den Leib der weiblichen Thiere umfassen können.

Eine zweite Form der Bewegungen ohne Ortsveränderung ist das Ausschlagen. Diese, nur den Einhufern und dem Rinde eigene Bewegungsart wird in der Weise ausgeführt, dass vorerst Kopf und Hals stark gesenkt werden. Hierdurch wird die Körperlast mehr auf die vorderen Gliedmassen verlegt und dementsprechend die Nachhand so weit entlastet, dass dieselbe einerseits durch eine kräftige Contraction der Rückenmuskeln und andererseits durch das Abstossen der hinteren Gliedmassen vom Boden abgehoben werden kann. Fast gleichzeitig erfolgt eine rasche und kräftige Streckung der hinteren Gliedmassen nach rückwärts. Wollen die Thiere nur mit einer Extremität ausschlagen, so wird diese allein vom Boden abgehoben und gestreckt, ohne dass das Hintertheil dabei gehoben zu werden braucht. Die Rinder vermögen überhaupt nur mit einem Hinterfusse auszuschlagen und bewegen denselben hierbei entweder nach vorwärts und seitwärts oder nach rückwärts und seitwärts mit einer mehr »seitlich mähenden Be-

wegung« (Leisering)[1]. — Das Ausschlagen ist eine Bewegung von nur sehr kurzer Dauer, da die Hinterfüsse nach vollführtem Schlage rasch wieder auf den Boden gesetzt werden um bei der Unterstützung der Körperlast neuerlich mitzuwirken und die vorderen Gliedmassen allein nicht im Stande sind, das Körpergewicht dauernd zu tragen. Das Heben des Kopfes erschwert wesentlich das Ausschlagen mit beiden Füssen, ebenso wird dasselbe wie auch das Ausschlagen mit nur einem Hinterfusse durch das Aufheben eines Vorderfusses gehindert, da hierbei die hinteren Gliedmassen einen grösseren Theil der Körperlast zu stützen haben.

Die Ortsbewegung.

Für die Besprechung der Ortsbewegungen unserer Haus-Säugethiere, werden wir die Bewegungsformen des Pferdes zu Grunde legen, da dieselben bisher allein eingehender erforscht wurden und die Bewegungen der übrigen Haussäugethiere in analoger Weise erfolgen.

Die Bewegungen in Form der einzelnen Gangarten bieten eine grosse Verschiedenheit dar. Die Ursache hierfür liegt in der Art und Weise der Bewegung der einzelnen Gliedmassen an und für sich, welche in verschiedener Reihenfolge und Geschwindigkeit nach einander stattfinden können, in der Haltung des Rumpfes, in der hierdurch bewirkten Verschiebung der Lage des Schwerpunktes, was wieder eine Abänderung in der Form der Unterstützungsfläche nach sich ziehen muss und endlich in der Art und Weise wie die Triebkraft zur Entfaltung kommt. Trotz der, durch diese Verhältnisse bedingten Verschiedenheiten der einzelnen Bewegungsformen erfolgt hierbei doch die Bewegung an den einzelnen Extremitäten selbst, in Folge der bestimmten mechanischen Einrichtungen in den Gelenken, immer nur in ein und derselben Weise. — Bei den Ortsbewegungen werden sämmtliche Muskeln des Skeletes mehr oder weniger stark in Anspruch genommen und zwar wirken jene Muskeln, welche die Bewegung des Kopfes, des Halses und des Schweifes beeinflussen, auf die Richtung, nach welcher hin die Ortsbewegung erfolgen soll; diese selbst jedoch wird hauptsächlich durch jene Muskeln hervorgerufen, welchen vorzugsweise die Beugung und Streckung an den Gelenken der Extremitäten als Aufgabe zufällt. Die Bewegung der Extremitäten verfolgt hierbei den Zweck, den Schwerpunkt des Rumpfes zu verschieben um dann neuerlich seine Unterstützung zu übernehmen.

Durch die Beugung in den Gelenken wird die Gliedmasse vom Boden abgehoben und durch das Strecken wieder auf denselben aufgesetzt. Die hierbei stattfindende Bewegung der Extremität lässt sich zweckmässig in vier Einzelacte sondern, nämlich in das Heben, das Schweben, das Stützen und das Strecken [Heben — Vorstellen — Senkrechtstellen — Rückwärtsstrecken (Böhm)][2]. Im ersten Zeitraume

1 Rhode-Fürstenberg, das Rind. I. Bd. pag. 103.

2) Böhm l. c. pag. 300.

wird die Extremitat in den Gelenken gebeugt und dadurch vom Boden abgehoben. Die Körperlast wird hierbei auf die übrigen Extremitäten, insofern dieselben noch auf dem Boden aufgesetzt sind, übertragen. Während des Schwebens fängt allmählich die Streckung der Gliedmasse wieder an; im dritten Zeitmomente wird die Gliedmasse in vorgestreckter Stellung auf den Boden aufgesetzt noch weiter gestreckt und beginnt nun dieselbe sich neuerlich an der Unterstützung des Körpergewichtes zu betheiligen. Im nun folgenden vierten Zeitmomente vollendet die Gliedmasse ihre Streckung und schiebt hierdurch den Rumpf nach vorne.

Sind alle diese vier Bewegungsmomente von allen vier Extremitäten ausgeführt worden, so ist hiermit ein Schritt vollendet.

An der vorderen Extremitat beginnt das Abheben vom Boden damit, dass dieselbe vor allem entlastet und in ihren Gelenken gebeugt wird. Zunächst wird das Schulterblatt etwas gehoben und gleichzeitig sein unteres Ende und mit diesem der Bugwinkel nach vorne gezogen. Diese Bewegung der Schulter erfolgt durch die Wirkung der Rückenportion des Kappenmuskels und durch die hintere Portion des breitgezahnten Muskels. Eine Unterstützung finden die beiden Muskel in dieser ihrer Arbeit durch den gemeinschaftlichen Kopfhals-Armmuskel, welcher wegen seiner Insertion an der Vorarmbinde und dem Armbeine bei der Vorwärtsbewegung der Schulter mitzuwirken vermag. Da bei dieser Bewegung des Schulterblattes gleichzeitig sein oberes Ende nach hinten und unten ausweicht, so geschieht hierbei eine Drehung desselben um eine Axe, welche die Mitte des Knochens von Aussen nach Innen schneidet. — Die Verkleinerung des Bugwinkels geschieht, ausser durch diese Bewegung der Schulter, noch durch die allerdings nicht bedeutende Wirkung jener Muskeln, welche das untere Ende des Armbeines zu heben vermögen. Es sind dies vorzüglich der kurze und der lange Auswärtszieher, der Beuger des Armbeines und der mit demselben verbundene breite Rückenmuskel; diese Muskeln ziehen gleichzeitig den Oberarm etwas nach rückwärts. Durch Wirkung dieser Muskeln wird die Extremität so weit gehoben, dass nun das Vorwärtspendeln derselben erfolgen kann. Die Vorwärtsbewegung der vorderen Gliedmassen geschieht vorzüglich durch die Wirkung des gemeinschaftlichen Kopfhals-Armmuskels, unter Mitwirkung des oberflächlichen Brustmuskels und der Halsportion des dreieckigen Schultermuskels; ausserdem jedoch durch die Beugung im Ellbogengelenke, welche durch die Zusammenziehung des kurzen und des langen Vorarmbeugers erfolgt. Es wird hierdurch der untere Abschnitt der Extremität gehoben und nach vorwärts gebracht. Obwohl die Beugung im Ellbogengelenke keine besonders grosse ist, wird vom unteren Ende der Gliedmasse eine ausgiebige Bewegung nach vorn vollzogen und ist die Schrittlänge, abgesehen von der Länge der Extremität, theilweise von der Verkleinerung des Ellbogenwinkels abhängig. Durch die Beugung im Carpalgelenke und in den Zehengelenken wird die Abhebung der Gliedmassen vom

Boden vollendet und erscheint dabei die Sohlenfläche gerade nach hinten gerichtet. Während der nun folgenden Vorwärtsbewegung der Gliedmasse beginnt die Thätigkeit der Streckmuskeln, durch welche zunächst eine Extension in den Gelenken herbeigeführt wird. Der Bugwinkel wird durch Wirkung des gemeinschaftlichen Kopfhals-Armmuskels und der Streckmuskeln des Oberarmes vergrössert. Hierdurch, sowie auch durch die Streckung in den übrigen Gelenken, wird die Extremität so weit vorgeschoben und verlängert, dass sie nun wieder auf den Boden gesetzt werden kann. — Bei dem Niedersetzen wird die Schulter in ihre ursprüngliche Lage durch den kleinen Brust- und den rautenförmigen Muskel, ferner durch die Halsportion des breitgezahnten Muskels zurückgeführt. Dadurch, dass das Oberarmbein durch die gemeinschaftliche Wirkung der beiden Auswärtszieher und des Einwärtsziehers im Buggelenke gebeugt wird, verkleinert sich der Bugwinkel bis zu seiner ursprünglichen Grösse. Durch Vollendung der Streckung in dem Ellbogen-, dem Knie- und den Zehengelenken wird die Feststellung der Extremität auf dem Boden vollendet und nimmt dieselbe nun wieder jene Stellung ein, welche sie vor dem Beginne ihrer Pendelbewegung eingenommen hatte.

Auch an der hinteren Extremität muss, wenn dieselbe nach vorwärts bewegt werden soll, in derselben Weise wie an der vorderen Gliedmasse eine Entlastung erfolgen und Beugung in den Gelenken stattfinden. Die Beugung im Hüftgelenke geschieht hauptsächlich durch die Wirkung des grossen Lendenmuskels und des Darmbeinmuskels, und wird durch diese beiden Muskel, welche in dieser ihrer Wirkung von dem Spanner der Schenkelbinde, dem äusseren Beckenmuskel, dem langen und dem schlanken Einwärtszieher und dem Kammmuskel unterstützt werden, auch der Hinterfuss nach vorne gezogen. Das Oberschenkelbein wird dabei etwas nach aussen gedreht und mit seinem unteren Ende nach vorne und oben geführt. Das Kniegelenk wird durch den dicken Einwärtszieher des Oberschenkels und durch den zweiköpfigen Einwärtszieher des Unterschenkels, sowie auch durch den dreiastigen Auswärtszieher des Unterschenkels und den Kniekehlenmuskel gebeugt, und wird gleichzeitig auch durch die Wirkung der beiden zuerst genannten Muskeln der Unterschenkel nach einwärts gezogen, so dass der Hinterfuss, trotzdem der Oberschenkel beim Beugen etwas nach aussen gedreht wurde, dennoch gerade nach vorn zu Boden gesetzt werden kann. — Die Beugung im Sprunggelenke wird vom Schienbeinbeuger vollführt. Bei dem Rinde, dem Schafe und dem Schweine wird dabei dieser Muskel in seiner Wirkung von dem Oberschenkelbeinmuskel unterstützt (Bendz)[1]; bei dem Hunde und der Katze wird dieser Muskel durch den langen Wadenbeinmuskel ersetzt (Bendz). Auch die hintere Gliedmasse wird in den Zehengelenken so

1) Bendz, Körperbau und Leben der landwirthschaftlichen Haussäugethiere, pag. 110.

bedeutend gebeugt, dass die Sohlenfläche dabei nach rückwärts sieht. Während der Vorwärtsbewegung der hinteren Gliedmasse beginnt die Streckung in den Gelenken und wird dieselbe nach dem Niedersetzen der Extremität auf den Boden vollendet. Im Hüftgelenke wird das Strecken durch den grossen Gesässmuskel (glutäus medius) und im Kniegelenke durch die vier Schenkelmuskel vollzogen. Das Sprunggelenk wird vorzüglich durch den Zwillingsmuskel, die Aus- und Einwärtszieher des Hinterschenkels und den Kronenbeinbeuger gestreckt. Die Streckung an den Zehengliedern vollführen der lange Hufbeinstrecker, der lange Wadenbeinmuskel (Seitenstrecker) und der kurze Strecker.

Die Bewegung, welche von einer Extremität, während der Dauer eines ganzen Schrittes vollführt wird, geschieht in Form einer Pendel-

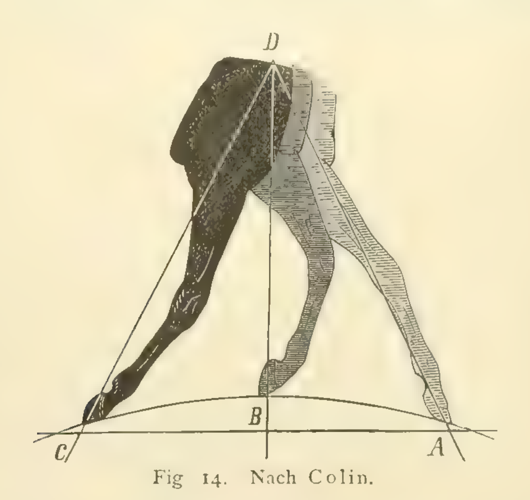


Fig 14. Nach Colin.

schwingung. Während jedoch die Bewegung an der unteren Extremität des Menschen, wie dies von den Gebrüdern Weber[1]) nachgewiesen wurde, einzig und allein nach den Gesetzen der Pendelschwingung erfolgt, geschieht die Bewegung der Gliedmassen bei den Thieren unter Mitwirkung der früher erwähnten Muskelgruppen, was besonders für die hintere Extremität gilt.

Desshalb wird auch bei Beurtheilung der Pendelbewegung an den Gliedmassen als solcher, hauptsächlich auf die vorderen Gliedmassen Rücksicht genommen werden. Die Pendelbewegung, welche von einer vorderen Gliedmasse während eines Schrittes ausgeführt wird, geschieht in zweierlei Weise. Die eine Art von Pendelschwingung erfolgt dann, wenn die Gliedmasse vom Boden abgehoben ist, entsprechend der Schwingung des Hangbeines bei der Bewegung des Menschen (Weber). Diese Schwingung währt also von dem Momente des Aufhebens bis zum

1) W. und Ed. Weber, Mechanik der menschlichen Gehwerkzeuge. 1836.

Momente des Aufsetzens und geschieht um den in der Schulter gelegenen Aufhängepunkt der Gliedmasse (Fig. 14)[1]. Ist diese jedoch auf dem Boden aufgesetzt, so giebt das letzte Zehenglied den Drehungspunkt ab, um welchen nun die übrigen, weiter nach oben gelegenen Parthien der Extremität die pendelnde Bewegung vollführen (Fig. 15) entsprechend dem Stützbeine Webers. Die zuerst erwähnte Art der Pendelbewegung geschieht an der nicht belasteten, und die zweite Form gleichzeitig an der zum Stützen verwendeten Gliedmasse. Bei Beginn des Vorwärtspendelns der schwebenden Extremität erscheint diese von oben und vorne nach hinten und unten gerichtet (Fig. 14 C D). Während der Ausführung der halben Schwingung nähert sich das Bein der verticalen (Fig. 14 B D) um endlich bei Vollendung der Schwingung, wenn es aufgesetzt werden soll, die Richtung von oben und hinten

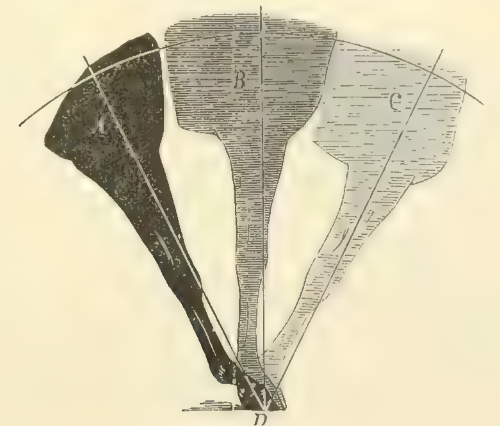


Fig. 15. Nach Colin.

nach unten und vorn zu erhalten (Fig. 14 A D). Es beschreibt daher der Huf einen Kreisbogen CBA, durch dessen Sehne CA der zurückgelegte Weg bezeichnet ist. An derselben Extremität beginnt nun, da ihr am Ende der Pendelschwingung das Körpergewicht von der gleichnamigen Gliedmasse übertragen wird, das Stützen. Die nun gestreckte Extremität ist hierbei von oben und hinten nach vorne und unten gerichtet und vollführt nun die früher erwähnte Schwingung um den Huf als Drehungspunkt (Fig. 15 A D). Sie erreicht nach einer halben Schwingung die verticale Stellung (Fig. 15 B D), um nach vollendeter Pendelung die Richtung von vorne und oben nach unten und hinten zu erreichen (Fig. 15 C D). Die Sehne A C des Kreisabschnittes A B C stellt hierbei die Grösse des Weges dar, welchen der Rumpf nach vorwärts zurückgelegt hat. Während diese Gliedmasse die Bewegung als Stützbein vollendet, führt die gleichnamige Extremität gleichzeitig die

1) Colin, l. c.

Pendelbewegung des Hangbeines aus. Die Combination der Bewegungen der beiden gleichnamigen Gliedmassen zeigt die beigegebene Abbildung (Fig. 16) nach Colin[1]), aus welcher sich fernerhin noch ergiebt, dass die Pendelschwingung des schwebenden Beines doppelt so gross ist als jene des stützenden. Während nämlich das erstere vorwärts schwingt (gh), wird gleichzeitig auch der Aufhängepunkt desselben um die ganze Schwingungsweite des gleichnamigen Stützbeines nach vorne geschoben (a′ c′), die Ausgiebigkeit des Schrittes wird daher auch durch die Grösse der Sehne des Schwingungsbogens a′ c′ beeinflusst. Da nun die Vorwärtsbewegung des schwebenden und des stützenden Beines in einem gleichen Zeitmomente vollendet wird, so muss nothwendiger Weise die Bewegung des schwebenden doppelt so gross sein als die des stützenden Beines.

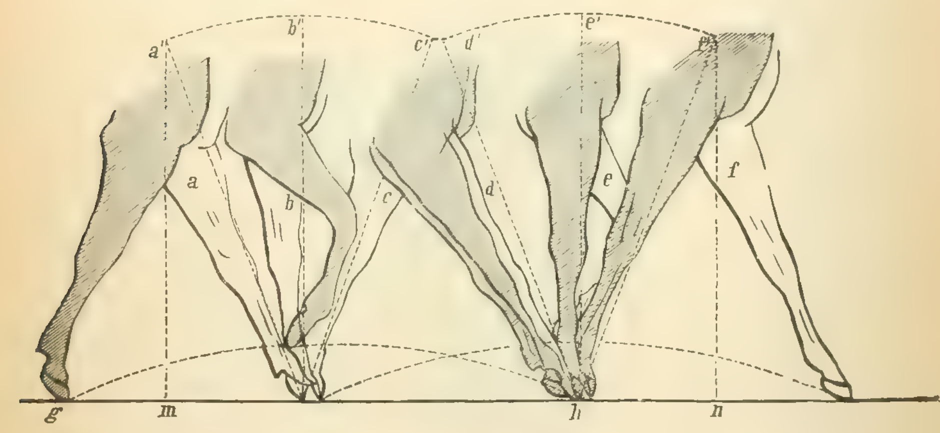


Fig. 16. Nach Colin.

Die Bewegungen, welche von den vorderen und den hinteren Gliedmassen ausgeführt werden, verfolgen die Absicht, theils eine Verschiebung des Schwerpunktes des Körpers zu veranlassen, theils den verschobenen Schwerpunkt von Neuem zu unterstützen. Die Gliedmassen müssen daher, um diesem Zwecke nachzukommen, ihre Bewegungen in einer bestimmten Aufeinanderfolge ausführen, wodurch eben die verschiedenen Formen der Ortsbewegungen gegeben sind.

Die Verschiebung des Schwerpunktes kann hierbei im Allgemeinen nach zweierlei Richtungen hin stattfinden. Derselbe kann nämlich in verticaler Richtung nach aufwärts, oder horizontal bewegt werden, wobei der Schwerpunkt entweder eine Verschiebung nach der Längsaxe oder aber in einer Frontalebene des Rumpfes erfährt.

Bei den einzelnen Ortsbewegungen erfolgt eine Combination der Richtungen, nach welchen hin eine Verschiebung des Schwerpunktes

1) Colin l. c.

möglich ist. — In verticaler Richtung findet die Verschiebung des Schwerpunktes durch das Strecken und durch das Beugen der Extremitäten statt. Die Verlegung des Schwerpunktes in transversaler Richtung geschieht durch Wirkung der Ueberzieher der Schwerlinie — Einwärtszieher der hinteren Extremität — Günther[1]) und der Rumpfschenkelmuskel an der vorderen Extremität (Brustmuskel etc.) statt. Durch diese Muskel wird das Körpergewicht auf die eine Extremität verlegt und hierdurch die andere gleichnamige Gliedmasse entlastet.

Die bedeutendste Verschiebung erfährt der Schwerpunkt bei der Ortsbewegung in der horizontalen Richtung von hinten nach vorn. Diese Verschiebung erfolgt durch die Bewegung der beiden Extremitätspaare, welche jedoch nicht in gleichem Grade darauf Einfluss nehmen. Zu dieser Vorwärtsbewegung tragen im Allgemeinen die vorderen Extremitäten, deren Hauptaufgabe es ist, den Schwerpunkt zu unterstützen, verhältnissmässig nur wenig bei. Ihre Lage vor der Schwerpunktsebene, die verhältnissmässig geringe Entwickelung ihrer Muskulatur, ihre Verbindung mit dem Rumpfe nicht durch Knochen, sondern nur durch Weichtheile und endlich die verhältnissmässig geringe Länge des Armes und des Vorarmes sind die Momente, welche als Ursache hierfür angesehen werden müssen. Der beste Beweis für diese Thatsache liegt darin, dass die grossen Haussäugethiere bei Lähmungen der Nachhand sich mit Hülfe der Vorderfüsse allein nicht fortbewegen können Die Hunde und die Katzen sind die einzigen unter unseren Haussäugethieren, welche sich unter den angegebenen Verhältnissen, wegen der bedeutenderen Länge der Arme und Vorarme, kriechend vorwärts zu schieben im Stande sind. Nur unter ganz bestimmten Verhältnissen vermögen die vorderen Gliedmassen auf die Vorwärtsbewegung der Thiere einen grösseren Einfluss zu nehmen, so z. B. dann, wenn von den Thieren grössere Lasten fortzuziehen sind und die Thiere daher gezwungen sind, die Gliedmassen mit mehr Kraft gegen den Boden zu stemmen; besonders wird dies auch dann der Fall sein, wenn die Thiere bergan gehen Die Muskel, die hier in Wirksamkeit treten, sind diejenigen, welche, wie der grosse Brustmuskel und der breite Rückenmuskel, als Nachzieher des Rumpfes zu wirken vermögen. Die vorderen Gliedmassen betheiligen sich auch wesentlich bei der Verschiebung des Schwerpunktes nach rückwärts, wie dies bei dem Zurücktreten der Fall ist.

Die Vorwärtsbewegung des Körpers fällt fast ausschliesslich den hinteren Extremitäten zu, welche wegen ihrer sehr zahlreichen und langen Muskeln und der günstigen Hebelverhältnisse an den langen Knochen hierzu sehr geeignet erscheinen. Von ihnen wird die zur Fortbewegung nothwendige Triebkraft geliefert, welche durch Vermittelung des Beckens auf die Wirbelsäule und durch diese auf den

1) Günther, Die topographische Myologie des Pferdes 1866, pag. 174.

Rumpf übertragen wird. Diese Triebkraft, welche durch die Schwungkraft des in der Vorwärtsbewegung befindlichen Rumpfes wesentlich unterstützt wird, wird von den auf dem Boden aufgestemmten hinteren Extremitäten durch die Streckung in den Gelenken aufgebracht. — Hat die hintere Extremität die Schwingung nach vorne vollendet, so besitzt dieselbe bei aufgesetztem Zehentheile, die Richtung von oben und hinten nach vorne und unten (Fig. 17 A D) nach Colin[1]). Diese Stellung ist für die Entwickelung der Triebkraft nicht günstig, da bei derselben die Streckung der Extremität den Körper nach rückwärts schieben würde. Die schiebende Wirkung tritt dann erst in Kraft, wenn das Hinterglied aus dieser Stellung über die Senkrechte (Fig. 17 B D) hinausgelangt

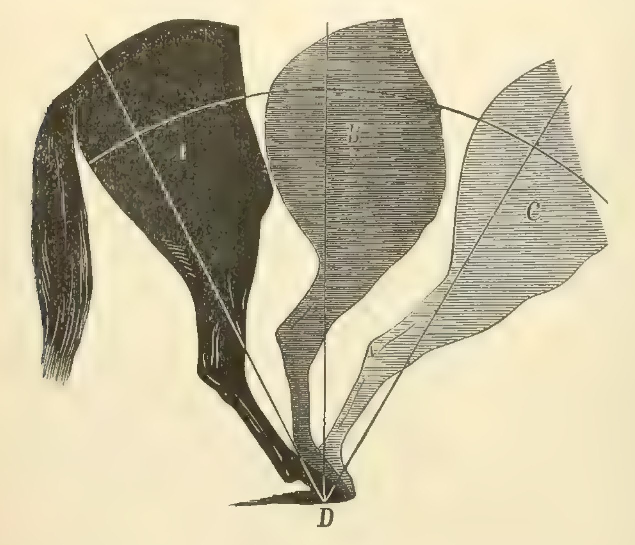


Fig. 17. Nach Colin.

ist. Je weiter nun die Extremität über die Senkrechte hinaus die Richtung von hinten und unten noch vorne und oben (Fig. 17 CD) einnimmt, um so günstiger werden die Bedingungen, unter welchen die schiebende Kraft zur Wirkung kommt Während dieser Bewegung hat die andere gleichnamige Gliedmasse ihre Pendelung vollendet und übernimmt nun ihrerseits die Stützung und Vorwärtsschiebung des Körpers. In dieser Weise findet das Vorwärtsschieben des Rumpfes gleichmässig ohne Unterbrechung abwechselnd durch die eine oder die andere hintere Gliedmasse statt. Nur beim Sprunge erfolgt die Vorwärtsbewegung durch eine gleichzeitige, beim Renngalopp durch eine nahezu gleichzeitige Action der Hinterglieder.

Die Triebkraft der hinteren Extremität gelangt dadurch zur Wirkung,

1) Colin, l. c.

dass die in gebeugter Stellung aufgesetzte Gliedmasse sich streckt; die Gelenkswinkel werden vergrössert und die Gliedmasse selbst wird verlängert. Die hierbei entwickelte Stosskraft wird, da der Widerstand, welchen der Boden entgegensetzt, nicht überwunden werden kann, auf das Hüftgelenk der betreffenden Gliedmasse wirksam werden. Die Triebkraft kann in zwei Componenten zerlegt werden. Die eine Componente wirkt der Richtung der Schwerkraft entgegen, überwindet die letztere und verursacht ein Heben der betreffenden Beckenhälfte; diese Componente hat man als Tragkraft bezeichnet. Die andere Componente giebt die Richtung jener Kraft an, durch welche die Vorwärtsbewegung des Schwerpunktes bewirkt wird, Schiebkraft. Die Richtung, in welcher diese Kraft wirkt, ist eine zur Unterstützungsfläche diagonale. Ist beispielsweise die Unterstützungsfläche durch die Verbindung der Fusspunkte der stützenden rechten hinteren und linken vorderen Gliedmasse und des schiebenden linken Hinterfusses gegeben, so fällt die Wirkung der schiebenden Kraft in die Richtung gegen die rechte vordere Gliedmasse, welche nun den ihr zugeschobenen Antheil des Körpergewichtes zu stützen beginnt.

Auf die Grösse der Triebkraft hat die Beschaffenheit des Bodens einen grossen Einfluss. Während Bruckmüller[1]) behauptet, dass auf hartem Boden Triebkraft verloren gehe, weist Böhm[2]) darauf hin, dass sich die Thiere unter sonst gleichen Umständen um so schneller bewegen können, je grösser der Widerstand des Bodens ist. Böhm behauptet auch entgegen Bruckmüller, welcher meint, dass am günstigsten für die Entwicklung der Triebkraft ein Boden sei, welchem ein gewisser Grad von Elasticität zu kommt, da derselbe der aufgestemmten Extremität einen gewissen Gegenstoss verleiht, dass ein solcher Boden die Geschwindigkeit eines Thieres niemals vergrössere, sondern im Allgemeinen sogar verkleinere. Denn die Formveränderung, welche der elastische Boden durch den Druck der Gliedmasse erfährt, verursacht eine Verzögerung der Bewegung, die nur dann vollständig ausgeglichen wird, wenn die Gliedmasse so lange auf dem Boden aufruht, bis derselbe seine frühere Form wieder erlangt hat; da die Gliedmasse jedoch in der Regel früher abgehoben wird, so kann ein elastischer Boden nur verzögernd auf die Bewegung einwirken. Ist jedoch der Boden sehr weich, so erfolgt bei dem Anstemmen der Gliedmassen ein Verlust an Kraft, welcher um so bedeutender wird, je nachgiebiger der Boden ist, da ein Theil der Kraft dazu verwendet wird, denselben zusammenzudrücken. Die Erschütterung, welche die Gliedmassen bei dem Aufsetzen erfahren, wird durch verschiedene Einrichtungen derart abgeschwächt, dass jede nachtheilige Wirkung derselben auf den übrigen Körper vollkommen vermieden wird. Zu diesen Einrichtungen sind zu zählen, die winklige

---

1) Bruckmüller, Die mechanischen Verhältnisse bei der Bewegung des Pferdes, Oesterr. Vierteljahresschrift f. wissenschaftl. Veterinärkunde, 53. Bd., pag. 108.

2) Böhm l. c. 295.

Verbindung der Knochen in den Gelenken, der Knorpelüberzug an den Gelenkenden, die zwischen den letzteren befindliche Schichte von Gelenkschmiere, die zwischen den Enden einzelner Gelenke eingeschalteten Zwischenknorpel, ferner der Tragapparat an den Zehengliedern und endlich die elastischen Kissen, die an jenen Theilen der Gliedmassen angebracht sind, welche den Boden berühren. Zu diesen elastischen Kissen gehören die Ballen der Hunde und der Katzen und der Strahl der Einhufer. Bei den klauentragenden Thieren, welchen der Strahl fehlt, findet die Abschwächung des Stosses theilweise durch das Auseinanderweichen der Klauen bei dem Auftreten statt. An der vorderen Gliedmasse wäre die Stosswirkung auf den Rumpf in Folge der vertikalen Stellung der Knochen vom Ellbogengelenke nach abwärts eine bedeutendere, wenn dieselbe nicht durch die Art der Verbindung der vorderen Extremität mit dem Rumpfe durch Weichtheile und durch den elastischen Schulterblattknorpel gemildert würde. An der hinteren Extremität, welche in fester Verbindung mit dem Rumpfe steht, wird der Stoss durch die mehrfache Winkelbildung der Knochen gebrochen und ausserdem auch durch die knorpelige Verbindung zwischen dem Kreuzbeine und dem Becken in seiner Wirkung fast vollständig aufgehoben.

Bei der Beurtheilung der Ortsbewegung im Allgemeinen kommt ausser den angeführten Momenten schliesslich noch die Räumigkeit des Schrittes und die Zeit, in welcher derselbe vollendet wird, in Betracht. Auf die Räumigkeit eines Schrittes nimmt zunächst die Grösse des Schwingungsbogens der pendelnden Extremitäten Einfluss und zwar einerseits die Grösse der Excursion der unbelasteten, freischwingenden Gliedmasse, andererseits die Grösse der Vorwärtsbewegung, welche der Aufhängepunkt der stützenden Gliedmasse erfährt. Daher wird diesbezüglich die Grösse des bei dem Vorwärtsschwingen zurückgelegten Weges im Allgemeinen von der Länge der Gliedmassen abhängig sein. Ausserdem nimmt auch die hintere Extremität auf die Räumigkeit des Schrittes insofern noch einen besonderen Einfluss, als von der Grösse ihrer Triebkraft die Länge des vom Schwerpunkte des Körpers zurückgelegten Weges wesentlich bestimmt wird.

Die Zeitdauer eines Schrittes ist bedingt durch die Dauer des Schwebens und durch die Dauer des Stützens, da ein Schritt aus den beiden Momenten des Schwebens und des Stützens zusammengesetzt ist. Je länger das Stützen und je länger das Schweben währt, um so langsamer erfolgt ein Schritt. Bei rascheren Gangarten wird das Schweben in kürzerer Zeit vollendet werden müssen, und wird daher die Dauer eines einzelnen Schrittes kürzer werden; dieselbe wird daher im Galope und im Trabe eine geringere sein müssen als bei der Schrittbewegung, wie dies von Colin[1]) auch direct nachgewiesen wurde. Derselbe giebt für ein Pferd von 155 *cm* Höhe und einer Länge der

1) Colin l. c. pag. 418.

Unterstützungsfläche von 112 *cm* in Betreff der Schnelligkeit der Bewegungen dieses Thieres und der Zeitdauer, in welcher ein Weg von 272 *m* im Schritte, Trabe und Galope zurückgelegt wurde, folgende Daten an. Im gewöhnlichen Schritte legte das Pferd diesen Weg in 2 Minuten 21 Sekunden in 163 Schritten zurück Jeder Schritt hatte daher eine Länge von 166 *cm* im Mittel und eine Dauer von ca. 1 Sekunde. Im Trabe würde derselbe Weg in 1 Minute 13 Sekunden in 101 Schritten vollendet. Ein Schritt hatte die Länge von 268 *cm* und dauerte nur mehr 0,7 Sekunden lang. Im Galope durchlief das Pferd die ganze Strecke in 22 Sekunden und in 54 Schritten von 5 *m*. Länge und 0,4 Sekunden Dauer.

Die Gangarten.

Die verschiedenen Formen der Gangarten sind hauptsächlich bedingt durch die Reihenfolge, mit welcher die Bewegungen der einzelnen



Fig. 18. Nach Marey.

Gliedmassen vollführt werden, durch die Schnelligkeit, mit welcher diese Bewegungen zur Ausführung gelangen, und durch die Art und Weise, wie sich der übrige Korper an den Bewegungen der Gliedmassen betheiligt. Wir unterscheiden von diesem Gesichtspunkte aus drei Hauptformen der natürlichen Gangarten, und zwar den Schritt, den Trab und den Galop, deren Besprechung wir jene des Passganges und des Sprunges anschliessen wollen.

So verschieden auch diese drei Hauptgangarten, der Schritt, der Trab und der Galop erscheinen mögen, so ist doch allen dreien gemeinsam, dass der Schwerpunkt des Körpers von einer Hintergliedmasse nach vorwärts, gegen die diagonale Vordergliedmasse ge-

schoben wird, welch' letztere denselben noch gleichzeitig mit unterstützt, wie im Schritte und im Trabe, oder erst seine Unterstützung von der vorschiebenden hinteren Gliedmasse übernimmt, wie bei dem Galope (Adam[1]). — Borelli war es zuerst, welcher die Bewegungen der Thiere einem eingehenderen Studium unterzogen und die Resultate seiner Untersuchungen in seinem Werke »de motu animalium« niedergelegt hatte. Zur Beurtheilung der Ortsbewegungen wurde früher hauptsächlich der Gesichtssinn herbeigezogen. Wenn es nun auch bei fortgesetzter

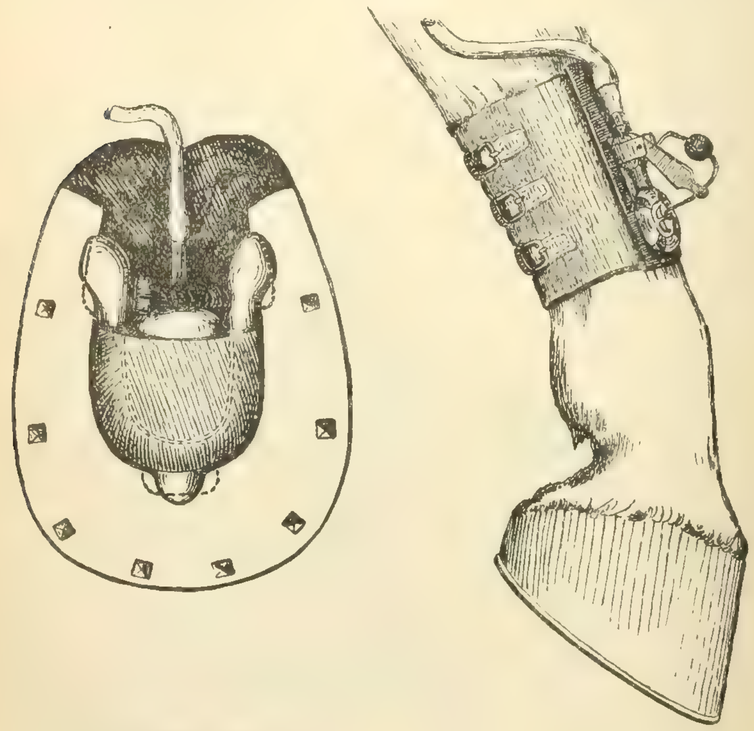


Fig. 19. Nach Marey. Fig. 20. Nach Marey.

Uebung gelingt, durch das Auge allein die Gangarten zu analysiren, so war man doch bei der Schwierigkeit, die Folge der Bewegungen an den Extremitäten selbst bei langsamen Gangarten festzustellen, bemüht, verschiedene Hilfsmittel in Anwendung zu bringen, welche die richtige Beurtheilung dieser Bewegungen erleichtern sollten. Hierher gehört die Beurtheilung der Gangart nach den Hufspuren, zu welchem Ende man vielfach die Hufe der Pferde mit verschieden geformten Eisen beschlagen liess. Eine Unterstützung fand diese Art der Beobachtung

1) Adam, Wochenschrift für Thierheilkunde und Viehzucht, XXV. Jahrgang, Nr. 15. pag. 126, 1881.

auch durch Berücksichtigung der Aufeinanderfolge der Hufschläge, und suchte man ferner die Fussfolge bei einzelnen raschen Gangarten noch dadurch leichter bestimmbar zu machen, dass man an den vier Extremitäten Glocken von verschiedener Tonhöhe anbrachte (Ellenberger[1]). — Da aber auch trotz der gleichzeitigen Beobachtung der Bewegungen durch den Gesichts- und den Gehörsinn die Beurtheilung eine momentane und subjective bleibt, so sind für die Analyse der Gangarten jene Methoden vorzuziehen, welche die gemachten Wahrnehmungen dauernd zu fixiren im Stande sind. Dieser Zweck wurde durch 2 Methoden erreicht, nämlich durch die chronographische Methode Marey's[2]) und die photographische Methode, wie sie zuerst systematisch von Muybridge in Anwendung gebracht wurde.

Marey construirte für die Analyse der Bewegungen einen Apparat, welcher aus zwei wesentlichen Theilen zusammengesetzt ist. Der eine Theil stellt einen Schreibapparat dar, auf welchem die Bewegungen der Thiere verzeichnet werden. Derselbe besteht im Wesentlichen aus einem berussten Cylinder, welcher durch ein Uhrwerk in gleichmässiger rotirender Bewegung erhalten wird und dazu dient, dass sowohl die Dauer als auch die Richtung der einzelnen Bewegungen auf demselben mittelst eines Schreibstiftes in Gestalt von Curven dargestellt werden. Bei der Anwendung des Apparates zur Beurtheilung der Gangarten des Pferdes wird derselbe vom Reiter getragen und sind an demselben vier Hebel vorhanden, von welchen je einer für die Darstellung der Bewegung einer einzelnen Extremität bestimmt ist. Jeder dieser Schreibhebel selbst steht durch Vermittelung einer Marey'schen Trommel und eines mit dieser communicirenden Kautschukrohres mit dem zweiten Theile des Apparates in Verbindung. Dieser zweite Theil wurde von Marey in zweierlei Form in Anwendung gebracht. Die eine Form, welche an der Hufsohle ihre Befestigung findet, besteht im Wesentlichen aus einem Kautschukballon, welcher bei jedem Auftreten auf die Sohle zusammengedrückt wird. Die hierbei aus demselben ausgetriebene Luft wird durch das Kautschukrohr in die Trommel geleitet, dehnt dieselbe aus und hebt hierdurch den Schreibstift, welcher dann auf dem Schreibcylinder den aufsteigenden Theil der Curve verzeichnet. Bei dem Abheben des Fusses vom Boden wird die Luft in den Ballon zurückgesaugt, und schreibt nun der Stift an der Trommel den absteigenden Theil der Curve auf. — Da sich dieser Apparat, besonders bei seiner Verwendung auf gepflastertem Boden, rasch abnutzt, hat Marey denselben entsprechend modificirt. Er befestigte ihn nun auf der vorderen Fläche des Schienbeines mittelst einer Ledermanchette. Dem Kautschukballon liegt eine flache Scheibe auf, welche mit einem einarmigen Hebel in Verbindung steht, der unter einem Winkel von

---

1) Ellenberger, Beitrag zu der Galopbewegung der Pferde, Arch. f. wissenschaftlich-praktische Thierheilkunde, VI. Bd., pag. 92.

2) Marey, La machine animale, 1886, pag. 154.

45° an seinem oberen Ende in einem Charniere befestigt ist. Dieser Hebel trägt noch eine Metallspange, an welcher eine Bleikugel parallel mit dem Hebel verschiebbar angebracht ist. Die Verbindung des Ballons mit dem Registrirapparate ist hier ebenfalls durch ein Kautschukrohr und eine Marey'sche Trommel hergestellt. Wird die Extremität auf den Boden aufgesetzt, so sucht die Kugel ihre ursprüngliche Bewegungsrichtung einzuhalten und drückt dabei durch Vermittelung des Hebels und der festen Platte den Ballon rasch zusammen. Die Luft wird aus demselben heraus in die Kautschukröhre und weiter in die Marey'sche Trommel getrieben und bewirkt dort ein Heben des Schreibstiftes. Im Beginne des Abhebens des Fusses vom Boden übt die Bleikugel, vermöge der eigenen Trägheit, noch weiterhin einen Druck auf den Ballon aus, der jedoch aufhört, sobald die Extremität nach vorn bewegt wird, da sich hierbei die Kugel vom Ballon abhebt. In Folge der rückläufigen Bewegung der Luft im Apparate senkt sich der Stift und zeichnet nun den absteigenden Curventheil.

Hoffmann[1]) sucht die Fussfolge bei den einzelnen Gangarten des Pferdes durch Anwendung von Apparaten festzustellen, ähnlich wie sie von Vierordt[2]) zum Zwecke der Untersuchung des Ganges des Menschen angegeben wurden. Diese Methode beruht darauf, dass bei der Bewegung der Gliedmassen Messinghülsen, welche an dem Trachtentheile eines jeden Hufes befestigt sind und durch Gummischläuche mit je einem über dem Widerriste und über der Kruppe angebrachten Reservoir in Verbindung stehen, verschieden gefärbte Flüssigkeiten zum Ausströmen kommen lassen. Ist der Huf auf dem Boden festgestellt, so bildet sich eine kleine Lache; während der Schwingung der Gliedmasse zeichnet die ausströmende Flüssigkeit am Boden eine fortlaufende Linie, welche auch die Richtung der Bewegung der Extremität angiebt.

So werthvoll die Methode Marey's und Hoffmann's für die Bestimmung der Bewegung einer jeden einzelnen Extremität wohl ist, so vermag dieselbe doch nicht eine Gesammtdarstellung der Bewegung des ganzen Thierkörpers zu geben. Diesen Zweck erfüllt vollständig die photographische Methode, wie sie für die Aufnahme von Thieren in der Bewegung von Muybridge zuerst in Anwendung gebracht und von Marey, Lugardon und besonders von Anschütz weiter ausgebildet wurde.

Muybridge[3]) fertigte schon im Jahre 1877, auf Anregung des Gouverneurs Stanford in Kalifornien, die ersten Momentphotographien von Menschen und Thieren in rasch aufeinander folgenden Serien an und wurden die Ergebnisse der

1) Hoffmann, L., Das Exterieur des Pferdes 1887, pag. 308.

2) Vierordt, H., Das Gehen des Menschen 1881.

3) c. n. Eder, die Momentphotographie in ihrer Anwendung auf Kunst- und Wissenschaft 1886.

Momentaufnahmen von Pferden in der Bewegung von Dr. Willmann[1]) beschrieben. Marey construirte eine photographische Flinte, und wurden die mit Hülfe derselben hergestellten Bilder fliegender Vögel für die Beurtheilung des Fluges von Bedeutung[2]). Einen wesentlichen Fortschritt gegenüber den früheren Aufnahmen lassen die Bilder von Ottomar Anschütz in Lissa in Posen durch die detailirte Wiedergabe des in der Bewegung befindlichen Körpers erkennen. Zu den hier abgebildeten Gangarten (Schritt, Trab, Galop und Sprung) sind uns von Herrn O. Anschütz in Lissa seine für Wissenschaft und Sport gleich verdienstvollen Aufnahmen gütigst zur Verfügung gestellt worden.

Der Schritt. (Tafel I.)

Der Schritt stellt jene Form der natürlichen Gangarten dar, bei welchen die Fortbewegung der Pferde in langsamer Weise erfolgt. Bei der regelmässigen Ausführung dieser Gangart geschieht die Unterstützung des Rumpfes abwechselnd bald durch ein gleichseitiges, bald durch ein diagonales Fusspaar und daher immer nur durch zwei Gliedmassen. Die Bewegung einer vorderen Gliedmasse folgt jener der diagonalen hinteren Extremität nach. Die Ansicht Borelli's[3]), dass bei der Schrittbewegung jeder Zeit drei Gliedmassen zur Unterstützung der Körperlast verwendet werden und nur die vierte Gliedmasse schwebend erhalten wird, findet ihre Giltigkeit nur für den langsamen Schritt, wie er bei Pferden bei ihrer Verwendung im schweren Zuge und besonders dann zu beobachten ist, wenn sie dabei bergan gehen müssen. Bei dieser Art der Schrittbewegung beginnt aber das Heben jener Extremität, welche nach vorn bewegt werden soll, erst dann, wenn die übrigen Gliedmassen theils im Stützen, theils im Durchtreten begriffen sind. Das Heben derselben dauert hierbei kürzere, das Stützen längere Zeit an, um einen länger dauernden und grösseren Widerhalt am Boden zu finden. Bei dem Schritte findet die Bewegung der einzelnen Gliedmassen in der Art statt, dass in gewissen Zeitintervallen nach einander die oben erwähnten Einzelakte, in welche die Bewegung einer jeden Extremität zerfällt, — nämlich das Heben, Schweben, Stützen, Strecken — von einer Extremität nach der anderen in Ausführung gebracht werden. Während die eine Gliedmasse sich vom Boden abhebt, ist die zweite gleichzeitig im Schweben, die dritte im Stützen und die vierte endlich im Strecken begriffen; die Bewegungsmomente erfolgen demnach nie gleichzeitig.

Zur Beurtheilung der Schrittbewegung scheint es zweckmässig, jeden einzelnen Schritt in vier Momente zu zerlegen. Wird während des ersten Momentes z. B. der rechte Vorderfuss vom Boden abgehoben, so ist der rechte Hinterfuss im Schweben begriffen, der linke Vorderfuss

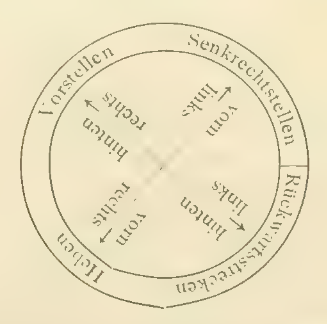
1) Dr. Willmann, The horse in motion as shown by instaneous photography 1882.

2) Marey, Compt. rend. 1882, No. 11, pag. 683; No. 15, pag. 1013; 1883, No. 20, pag. 1399.

3) l. c.

stützt und der linke Hinterfuss befindet sich in Streckung die Unterstützung geschieht hier durch das linke Fusspaar. — Im zweiten Momente schwingt der vom Boden abgehobene rechte Vorderfuss nach vorn, während die rechte hintere Extremität stützt; der linke Vorderfuss ist in Streckung begriffen und der linke Hinterfuss hebt sich vom Boden ab. Der Körper wird durch das linke diagonale Fusspaar (linke vordere und rechte hintere Gliedmasse) gestützt. Während des dritten Zeitmomentes übernimmt der rechte Vorderfuss das Stützen, der rechte Hinterfuss streckt sich, der linke Vorderfuss verlässt den Boden und der linke Hinterfuss vollzieht seine Schwingung nach vorn. Der Körper wird hierbei von dem rechten gleichseitigen Fusspaare getragen. — Im vierten Zeitmomente streckt sich der rechte Vorderfuss, der rechte Hinterfuss beginnt sich vom Boden abzuheben, der linke Vorderfuss ist im Schweben begriffen, und übernimmt der linke Hinterfuss die Unterstützung des Körpers; dieser ruht in diesem vierten Momente auf dem rechten diagonalen Fusspaare (vorn, rechts und hinten, links). Hiermit ist nun ein Schritt vollendet.

Böhm[1]) giebt zur Darstellung der Bewegungsstadien bei jedem Schritte das folgende Schema, welches aus zwei concentrischen Scheiben besteht, von welchen die kleinere drehbar ist. Durch das Einstellen eines Zeigers auf die betreffende Stellungsbezeichnung einer Gliedmasse, z. B. hinten links auf Rückwärtsstrecken, ist sofort auch die Stellung der übrigen Gliedmassen zu ersehen.



Eine bequeme Uebersicht der einzelnen Momente bei der Schrittbewegung ergiebt sich auch aus der folgenden schematischen Darstellung

	1.	2.	3.	4.	
links	(St) H	(Str) Sch	H (St)	Sch (Str)	rechts
	(Str) Sch	H (St)	Sch (Str)	(St) H	

(Die mit ( ) bezeichneten Extremitäten ruhen auf dem Boden auf.)

nach Wilkens[2]); aus diesem Schema ersieht man auch, wie die Körperlast abwechselnd bald durch ein gleichseitiges, bald durch ein diago-

1) Böhm l. c., XIV. Bd., pag. 26.

2) Wilkens, Form und Leben der landwirthschaftlichen Hausthiere.

nales Fusspaar gestützt wird, und ferner wie auf die Bewegung einer vorderen Extremität die Bewegung der diagonalen hinteren Extremität folgt, während sie der Bewegung der gleichseitigen vorderen Gliedmasse vorausgeht. — Da das Aufsetzen der vier Gliedmassen nach einander erfolgt, so müssen dementsprechend bei der Schrittbewegung stets auch vier Hufschläge gehört werden. Die Hufschläge folgen nicht in gleichmässigen Zeiträumen aufeinander, da zwischen dem zweiten und dem dritten, sowie zwischen dem vierten und dem ersten Hufschlage ein grösseres Zeitintervall liegt als zwischen dem ersten und zweiten, dem dritten und vierten Hufschlage. Es muss nämlich der Bewegung einer Vordergliedmasse die der diagonalen Hintergliedmasse rascher nachfolgen als der Bewegung der letzteren jene der gleichseitigen vorderen Gliedmasse. Der Grund für diese Erscheinung liegt darin, dass die Thiere gezwungen sind bei der Unterstützung der Körperlast durch ein gleichseitiges Fusspaar, das Gewicht des Körpers auf das diagonale Fusspaar rasch zu verlegen, da bei dieser Art der Unterstützung das Gleichgewicht leichter erhalten werden kann. — Die Bewegungen des Rumpfes sind beim Schrittgange von einer, wenn auch nur geringgradigen Nickbewegung des Halses und des Kopfes begleitet, welche Nickbewegung immer gleichzeitig mit dem Aufsetzen einer Vordergliedmasse erfolgt. — In Betreff der Räumigkeit wird ein langer, ein mittlerer und ein kurzer Schnitt unterschieden; bei ersterem fällt die Hufspur des Hinterfusses vor jene des gleichseitigen Vorderfusses, beim Mittelschritte fallen die Hufspuren in gleiche Höhe, während beim kurzen Schritte die Spuren der hinteren Extremität hinter jenen der gleichseitigen vorderen Extremität zurückbleiben. Die Grösse des Weges, welche von einem Pferde in einem Schritte zurückgelegt wird, lässt sich nach der Entfernung der Hufspuren einer und derselben Gliedmasse bemessen, und ist dieselbe wesentlich von der Länge resp. von der Höhe des Pferdes beeinflusst. Da die Grösse des zurückgelegten Weges auch von der Schnelligkeit abhängig ist, mit welcher die Bewegung ausgeführt wird, so schwankt die Länge eines Schrittes zwischen 130—180 *cm*; gewöhnlich wird angenommen, dass ein Kilometer in etwa 9—10 Minuten im Schritte zurückgelegt werden kann.

Die übrigen Hausthiere führen die Schrittbewegung in der gleichen Weise aus wie das Pferd. Nur bei der Schrittbewegung des Rindes ergiebt sich insofern eine Abweichung, als dem Vorgreifen einer hinteren Gliedmasse rascher das Vorgreifen der gleichseitigen vorderen Extremität nachfolgt. Während diese Art der Bewegung von May[1]) als Passgang aufgefasst wurde, wird dieselbe von Leisering[2]) mit Recht als Halbpass bezeichnet.

Eine besondere Form der Schrittbewegung stellt der Passgang dar, bei welchem die Unterstützung und Vorwärtsbewegung des Körpers

1) May, das Rind, pag. 260.

2) Fürstenberg-Rhode, Die Rindviehzucht, I. Bd., pag. 1025.

abwechselnd durch ein gleichseitiges Fusspaar stattfindet. Es werden dabei die Extremitäten der einen Seite gehoben und nach vorwärts bewegt, während gleichzeitig jene der anderen Körperhälfte stützen und dann sich strecken; dabei wird der Körper von einer Seite gegen die andere gewiegt. Da bei der Unterstützung der Körperlast durch ein gleichseitiges Fusspaar das Gleichgewicht schwierig zu erhalten ist, so müssen die Thiere bei dieser Gangart die Körperlast rasch auf das andere Fusspaar übertragen und dementsprechend die Schritte schneller aufeinanderfolgen lassen. Wegen der Gleichzeitigkeit, mit welcher die Gliedmassen einer Seite bewegt und auch aufgesetzt werden, können bei dem Passgange bei einem jeden Schritte nur zwei Hufschläge unterschieden werden. Der Passgang ist manchen Pferden ursprünglich eigen. Früher wurde diese Gangart den Pferden häufig auch anerzogen, weil bei derselben, der schaukelnden Bewegung des Rumpfes wegen, stärkere Erschütterungen des Reiters vermieden werden. Ausser bei dem Pferde wird diese Bewegungsform auch noch bei Hunden und namentlich bei grossen Hunden beobachtet. —

Jene Form der Schrittbewegung, durch welche der Körper nach rückwärts bewegt wird, bezeichnet man als das Rückwärtsschreiten oder auch als das Zurücktreten; eine Rückwärtsbewegung im Trabe kann den Thieren nur ausnahmsweise durch die Dressur beigebracht werden. Beim Rückwärtstreten wird die Triebkraft von den vorderen Extremitäten geleistet, indem sich dieselben in der Richtung von oben und vorne, nach unten und hinten gegen den Boden stemmen. Die Pendelung der Extremität erfolgt hierbei in umgekehrter Richtung als bei der gewöhnlichen Schrittbewegung, indem sie durch Streckung im Bug-, Ellbogen- und Fesselgelenke zunächst eine verticale und schliesslich eine Stellung von oben und hinten nach unten und vorne einnimmt. Hierdurch wird die Körperlast auf die Hinterglieder übertragen, welche die Unterstützung derselben in mehr oder weniger gebeugter Stellung übernehmen. Das Zurückschreiten beginnt unter gleichzeitigem Aufrichten des Halses und des Kopfes immer mit der Thätigkeit einer vorderen Gliedmasse, nach welcher die übrigen Extremitäten in analoger Weise, wie bei der Schrittbewegung, der Reihe nach in Wirkung treten. Auf die Bewegung des rechten Vorderfusses folgt jene der linken Hintergliedmasse, dann jene der linken vorderen und schliesslich jene der rechten hinteren Gliedmasse, nur wird der vom Boden abgehobene Fuss, z. B. der rechte Vorderfuss, schon wieder aufgesetzt, bevor noch die zu hebende Extremität, der linke Hinterfuss, mit dem Aufheben begonnen hat. Die Unterstützung der Körperlast erfolgt demnach bei dem Rückwärtsschreiten in der gleichen Weise wie bei dem Vorwärtsschreiten im schweren Zuge gleichzeitig immer durch drei Gliedmassen; nur bei einem rascher erfolgenden Zurückschreiten findet die Unterstützung des Körpergewichtes nur durch ein diagonales Fusspaar statt, da hier die Bewegung zweier diagonaler Gliedmassen gleichzeitig erfolgt. Das Rückwärtsschreiten geschieht unter Schwankungen des Hinter-

theiles von einer Seite zur anderen, welche Schwankungen dadurch bedingt sind, dass die vorderen Extremitäten mit dem Rumpfe nur durch Weichtheile verbunden sind und nicht in einer solchen festen Verbindung stehen, wie die hinteren Extremitäten durch das Becken (Colin[1]). Bei einer rascher erfolgenden Rückwärtsbewegung können diese Schwankungen auch fehlen.

Für das Pferd, das Rind, die kleinen Ruminanten und das Schwein stellt das Zurückschreiten eine anstrengende Bewegungsform dar, da einerseits die vorderen Gliedmassen in Folge der Art ihrer Gelenksverbindungen und in Folge ihrer relativ geringen Muskelentwicklung für das Aufbringen der Triebkraft wenig günstig geformt sind und an Stelle der kräftigen Rückwärtszieher des Oberarmgelenkes der schwächere Kopfhalsarmbeinmuskel in Wirkung tritt [Günther[2]); andererseits wird die Nachhand dadurch, dass dieselbe die ganze Körperlast zu tragen hat, sehr in Anspruch genommen, abgesehen davon, dass das Rückwärtsschreiten an und für sich ein ungewohntes und ungeübtes Zusammenwirken verschiedener Muskeln erfordert. Die Hunde und die Katzen vollführen das Rückwärtsschreiten mit grösserer Leichtigkeit, wegen der grösseren Beweglichkeit ihrer Lenden und der stärkeren Winkelung der hinteren Extremitäten [Bendz][3]).

Der Trab. (Tafel II.)

Diese Gangart unterscheidet sich von der Schrittbewegung dadurch, dass bei derselben die Unterstützung der Körperlast nicht wie bei dieser bald durch ein diagonales, bald durch ein gleichseitiges Fusspaar erfolgt, sondern stets nur abwechselnd durch das linke oder durch das rechte diagonale Fusspaar geschieht. Wenn daher das linke diagonale Fusspaar (linker Vorderfuss, rechter Hinterfuss) stützt, ist das rechte diagonale Fusspaar (rechter Vorderfuss, linker Hinterfuss) im Vorwärtsschweben begriffen. Da nun das stützende Fusspaar früher vom Boden abgehoben wird, ehe die in Schwingung begriffenen Gliedmassen das Unterstützen der Körperlast übernommen haben, so muss der Körper des Pferdes eine Zeit hindurch frei in der Luft schweben. Diese Zeit dauert dem Stützen gegenüber um so länger an, je rascher sich die Pferde im Trabe vorwärts bewegen. Während der Bewegung im langsamen Trabe wird dementsprechend das Stützen verhältnissmässig längere Zeit in Anspruch nehmen als das Schweben.

Bei dem Trabe erfolgen die vier Bewegungsmomente an den vier Gliedmassen in nachstehender Weise. Wenn der linke Vorderfuss sich im ersten Momente vom Boden abhebt, so wird auch gleichzeitig der rechte Hinterfuss abgehoben. Der rechte Vorderfuss und der linke Hinterfuss sind im Stützen begriffen. Während nun im zweiten Moment

1) Colin, l. c. pag. 452.
2) F. u. K. Günther, Beurtheilungslehre des Pferdes 1859.
3) Bendz, l. c. pag. 112.

das linke Diagonalfusspaar nach vorwärts schwingt, streckt sich die vordere rechte und die hintere linke Gliedmasse und stossen dabei den Körper vom Boden ab, so dass nun der Körper für eine Zeit lang ohne jegliche Unterstützung frei in der Luft nach vorwärts schwebt. Im dritten Zeitmomente übernimmt das rechte diagonale Fusspaar die Unterstützung des Körpers, um im 4. Momente die Streckung zu vollenden. Während dieser beiden Zeitabschnitte hindurch sind die linken diagonalen Gliedmassen (linker Vorderfuss, rechter Hinterfuss) vom Boden abgehoben und in Vorwärtsschwingung begriffen. Das oben angegebene Schema Böhm's kann auch zur Darstellung der Fussfolge im Trabe Verwendung finden, wenn man die den diagonalen Gliedmassen entsprechenden Radien als Radien eines Durchmessers gezogen denkt.

Nachstehende schematische Darstellung versinnlicht die Folge der Gliedmassen bei der Trabbewegung:

	1.	2.	3.	4.	
links	H (St)	Sch (Str)	(St) H	(Str) Sch	rechts
	(St) H	(Str) Sch	H (St)	Sch (Str)	

Es führen, wie ersichtlich, die diagonalen Fusspaare in einem jeden Momente die gleichen Bewegungen aus und werden daher, da sie zeitlich zusammenfallen, während eines jeden Schrittes bei der Trabbewegung auch nur zwei Hufschläge gehört werden können.

Die Dauer eines Schrittes muss bei dem Trabe eine kürzere sein als bei der Schrittbewegung, da es, wegen der starken seitlichen Verschiebung des Schwerpunktes, zur Erhaltung des Gleichgewichtes nothwendig wird, dass die Uebertragung des Stützens der Körperlast von einem diagonalen Fusspaare auf das andere rasch erfolgt. Weil dementsprechend die Dauer eines Schrittes bei der Trabbewegung kürzere Zeit in Anspruch nimmt, wird auch die Geschwindigkeit der Vorwärtsbewegung eine bedeutendere sein müssen als bei dem Schritte. Die Räumigkeit des Trabes hängt aber ausserdem von der Grösse des in einem Schritte zurückgelegten Weges ab, welcher bei dieser Gangart eine Länge von 2,2—3,3 *m* und darüber beträgt. In der Sekunde werden hierbei 4—6 *m* Weges zurückgelegt. Bei dem sogenannten gestreckten oder Renntrabe, bei welcher Bewegungsform der Hinterfuss verschieden weit über die Hufspur des gleichseitigen Vorderfusses vorgreift, wird die Räumigkeit der Bewegung am grössten sein und legen vorzügliche Traber einen Weg von 11,5 *m* und selbst darüber in einer Sekunde zurück. Im mittleren Trabe erreicht die hintere Gliedmasse die Hufspur der gleichseitigen vorderen Extremität, während dieselbe beim kurzen Trabe hinter dieser zurückbleibt und daher auch die Räumigkeit bei dieser Form des Trabes am geringsten sein wird.

Nickende Bewegungen des Kopfes und des Halses, wie sie die Schrittbewegung begleiten, fehlen bei dem Trabe.

Jene besondere Form der Trabbewegung des Pferdes, bei welcher

nicht die diagonalen, sondern die gleichseitigen Fusspaare gleichzeitig in Action treten, kann entsprechend dem bei der Schrittbewegung geschilderten Passgange, als fliegender Pass bezeichnet werden.

Die Trabbewegung wird auch von den übrigen Hausthieren in der gleichen Weise wie von dem Pferde ausgeführt. Das Rind erreicht hierbei häufig dieselbe Räumigkeit, wie das Pferd, sodass die Fussspuren der hinteren Gliedmassen, jene der vorderen erreichen, ja selbst über diese vorgreifen (Colin)[1]. Schafe, Ziegen und Schweine gehen in der Regel einen kurzen Trab. Räumiger ist der Trab der Hunde. Diese Thiere halten bei dem Trabe den Körper gewöhnlich in schiefer Richtung und greifen dabei mit den Hinterfüssen seitlich über die Fussspuren der vorderen Gliedmassen hinaus.

Der Galop. (Tafel III.)

Der Galop stellt jene rasche Gangart dar, bei welcher die für die Vorwärtsbewegung nöthige Triebkraft nicht wie bei dem Trabe abwechselnd bald durch die eine, bald durch die andere hintere Extremität geleistet wird, sondern vorzüglich nur immer von ein und derselben hinteren Gliedmasse ausgeht. Die dieser hinteren Gliedmasse diagonale vordere Extremität wird hierbei weiter nach vorn gesetzt als der andere gleichnamige Fuss. Wird z. B. die Vorwärtsbewegung vorzüglich durch die linke hintere Extremität bewirkt, so ist es die diagonale vordere Gliedmasse, welche weiter vorwärts greift; man spricht dann vom Rechtsgalop; beim gegensätzlichen Verhalten vom Linksgalop.

Die rasche Folge, in welcher die Bewegungen der einzelnen Gliedmassen stattfinden, erschwert die richtige Beurtheilung dieser Gangart wesentlich und erklären sich daraus die differenten Anschauungen der einzelnen Autoren über die Galopbewegung. Wesentlich erleichtert wird die Erkenntniss des Galopes durch die Resultate, welche einerseits die graphische Methode Marey's und andererseits die Momentaufnahmen galopirender Pferde geliefert haben. Zur richtigen Beurtheilung des Galopes ist es ausserdem noch nothwendig, das Pferd während des Galopirens selbst zu beobachten und nicht nur während des ersten Ansprunges zu dieser Bewegungsart.

Die Differenzen in den Meinungen beziehen sich auf die Reihenfolge, in welcher die Gliedmassen zu Boden gesetzt und von demselben wieder abgehoben werden. Während nämlich ein Theil der Beobachter annimmt, dass die Gliedmassen in derselben Reihenfolge auf den Boden gestellt werden, in welcher sich dieselben von diesem abgehoben haben, behaupten Andere, dass die Gliedmassen in umgekehrter Ordnung aufgesetzt werden.

Nach der Ansicht der meisten Autoren (Schwarznecker[2]), Colin,

1) Colin, l. c. pag. 437.

2) Müller und Schwarznecker, Die Pferdezucht, II. Bd. pag. 346.

Hertwig[1]), Adam[2]), Schmidt[3]), Marey, Möller[4]), Goubaux und Barrier[5]) u. A.) wird die Körperlast, wenn das Pferd das Schweben während eines Galopsprunges beendet hat, von einem Hinterbeine aufgefangen, z. B. beim Rechtsgalop vom linken Hinterbeine. Nach dem linken Hinterbeine fällt der rechte Hinterfuss mit diesem gleichzeitig, oder etwas später der linke Vorderfuss und endlich der rechte Vorderfuss auf den Boden auf. Diese Ansicht über die Reihenfolge des Aufsetzens der Gliedmassen bei dem Galope ist durch die Versuche Ellenberger's[6]), der an den Extremitäten verschieden gestimmte Thüringer Glocken anbrachte, um durch das Gehör zu ermitteln, welcher Fuss zuerst den Boden berühre, bestätigt worden. Im Gegensatze hierzu vertreten Roloff[7]), Munk[8]), Braun[9]) u. A. die Ansicht, dass die Pferde bei dem Galope nach Beendigung des Schwebens mit einem Vorderfusse, z. B. bei dem Rechtsgalope mit dem rechten Vorderfusse, zuerst auffallen, worauf dann das linke diagonale Fusspaar und schliesslich der linke Hinterfuss niedergestellt werden.

Ebenso wie über die Reihenfolge, wie sie von den Gliedmassen beim Niedersetzen eingehalten wird, differiren auch die Ansichten darüber, in welcher Reihenfolge dieselben vom Boden abgehoben werden. Die eine Ansicht, welche namentlich von Schwarznecker, Hertwig, Roloff, Braun, Munk, Möller u. A. vertreten wird, geht dahin, dass bei dem Galope der Körper den Boden zuerst mit einem Vorderfusse, z. B. bei dem Rechtsgalope mit dem rechten Vorderfusse, verlässt, worauf dann das linke diagonale Fusspaar und schliesslich die linke hintere Gliedmasse abgehoben werden. Die entgegengesetzte Ansicht (Adam, Röckl[10]), Schmidt, Colin, Marey, Goubaux und Barrier u. A.) lautet dahin, dass bei dem Rechtsgalope zuerst der linke Hinterfuss, dann das linke diagonale Fusspaar und zuletzt der rechte Vorderfuss den Boden verlassen.

Vergleicht man die verschiedenen Ansichten bezüglich des Niedersetzens und des Aufhebens der Gliedmassen bei der Galopbewegung miteinander, so ergiebt sich, dass nach der Ansicht des einen Theiles der Beobachter die Extremitäten in umgekehrter Reihenfolge als sie

---

1) Hertwig, Taschenbuch der gesammten Pferdekunde, pag. 248.

2) Adam, Vorträge über Pferdekunde, pag. 348, Wochenschrift für Thierheilkunde und Viehzucht 1881 und 1882.

3) Schmidt-Mühlheim, Grundriss der spec. Physiologie der Haussäugethiere; Wochenschr. f. Thierheilk. u. Viehzucht 1882, pag. 53, zur Synthese der Gangarten des Pferdes.

4) Möller und Born, Handbuch der Pferdekunde, pag. 236.

5) Goubaux et Barrier, L'extérieur du cheval, pag. 623.

6) Archiv f. wissenschaftl. u. pract. Thierheilknnde, VI. Bd., 1880.

7) Roloff, Die Beurtheilungslehre des Pferdes und des Zugochsen, pag. 263.

8) Munk, Physiologie des Menschen und der Säugethiere, pag. 322.

9) Arch. f. wissenschaftl. u. pract. Thierheilkunde, V. Bd., 1879 u. VII. Bd., 1881.

10) Röckl, Encyklopädie der Naturwissenschaften, I Abth., 3. Th., pag. 287.

niedergesetzt wurden, vom Boden abgehoben werden (Schwarznecker, Hertwig, Möller, Ellenberger). Die übrigen Autoren stimmen wohl in dem Punkte überein, dass die Extremitäten den Boden in derselben Reihenfolge verlassen, als sie auf denselben niedergesetzt wurden, nur lassen Roloff, Braun, Munk u. A. bei dem Rechtsgalope den rechten Vorderfuss zuerst den Boden berühren und daher auch denselben zuerst abheben, während Colin, Marey, Adam, Schmidt, Goubaux und Barrier, Röckl u. A. die linke hintere Extremität als diejenige bezeichnen, die zuerst auffällt und auch abgehoben wird. Die zuletzt angeführte Art der Fussfolge findet in den Resultaten der graphischen Methode Marey's und den Ergebnissen der Momentaufnahmen ihre Bestätigung, und weist auch noch Adam besonders darauf hin, dass es bei länger dauernder Uebung in der Beobachtung galopirender Pferde gelinge, die Reihenfolge der Bewegungen der einzelnen Gliedmassen in der zuletzt erwähnten Weise thatsächlich wahrzunehmen.

Bei dem Rechtsgalope wird die Körperlast des im Schweben begriffenen Pferdes zunächst durch den unter den Leib vorgeschobenen, gebeugten linken Hinterfuss aufgefangen. Während sich diese Gliedmasse streckt und den Schwerpunkt in diagonaler Richtung gegen den rechten Vorderfuss nach vorwärts schiebt, übernehmen die rechte hintere und gleichzeitig mit derselben die linke vordere Gliedmasse, die weitere Unterstützung des Rumpfes, zu dessen Vorwärtsbewegung erstere auch wesentlich beiträgt. Im nächsten Momente tritt die vordere rechte Extremität auf und wird gleichzeitig die hintere linke Gliedmasse abgehoben. Während sich der Rumpf über den rechten Vorderfuss vorwiegt, hebt sich das linke diagonale Fusspaar ab, sodass nun die Unterstützung der Körperlast nur durch jene allein stattfindet. Allerdings hat der rechte Vorderfuss nicht die ganze Körperlast zu tragen, da der Rumpf infolge der von der Nachhand ausgehenden Triebkraft horizontal nach vorwärts schwingt. Nun hebt sich die rechte vordere Extremität ebenfalls vom Boden ab und der Körper schwebt frei in der Luft in der Richtung nach vor- und aufwärts.

Die Erhebung der Vorhand erfolgte hierbei durch die Wirkung der langen Rückenmuskeln, welche, so lange die hinteren Gliedmassen festgestellt waren, eine Unterstützung durch Streckung der vorderen Extremitäten im Ellbogen- und Buggelenke erfahren.

Nachstehendes Schema möge die Fussfolge eines einzigen Galopsprunges annäherd versinnlichen:

links	1.	2.	3.	4.	rechts
	Sch H	(St) Sch	(Str) (St)	H (Str)	
	(St) Sch	(Str) St	H (Str)	Sch H	

Nach dem vierten Momente schwebt das Pferd frei in der Luft, worauf die Bewegung wieder wie in 1 mit dem Aufsetzen der linken hinteren Gliedmasse beginnt. — Bei dem Linksgalope findet die

Fussfolge in analoger Weise statt, nur wird hier der rechte Hinterfuss zuerst und der linke Vorderfuss zuletzt auf den Boden aufgesetzt und von demselben abgehoben. — Bei jedem Galopsprunge hört man drei Hufschläge; der erste Hufschlag entspricht bei dem Rechtsgalope dem Auffallen der linken hinteren Gliedmasse, der zweite, welcher eigentlich ein Doppelhufschlag ist, wird durch das Niedersetzen des linken diagonalen Fusspaares und der dritte durch das Aufschlagen der rechten vorderen Extremität hervorgerufen und zwar folgen der erste und der zweite Hufschlag rascher aufeinander als der dritte auf den zweiten. Nach dem dritten Hufschlage folgt der Dauer der Unterstützung des Körpers durch den rechten Vorderfuss, sowie der Dauer des Schwebens entsprechend eine Pause, deren Dauer jener aller drei Hufschläge zusammengenommen gleich ist (Marey[1]).

Ausser dieser gewöhnlichen Form des Galopes, bei welcher drei Hufschläge zu hören sind, werden noch der Schulgalop und der Renngalop (Carrière) unterschieden. Bei dem Schulgalope wird, wenn das Pferd z. B. rechts galopirt, der linke Vorderfuss erst nach dem rechten Hinterfuss aufgesetzt und sind bei demselben daher, wenn auch nicht immer, vier Hufschläge wahrzunehmen, da der zweite Hufschlag des gewöhnlichen Galopes in zwei einzelne Hufschläge zerlegt wird. Die gleiche Fussfolge findet sich auch bei dem Rennlaufe vor, nur folgen die Hufschläge bei dieser Gangart so rasch auf einander, dass sie den Eindruck von zwei Doppelhufschlägen hervorrufen, wobei der erste durch das Aufschlagen der beiden hinteren, und der zweite durch das Auffallen der beiden vorderen Gliedmassen bedingt wird.

Für den gewöhnlichen Galop wird die Länge eines Galopsprunges mit 3—5.5 *m* angegeben. Da nun die Dauer eines Sprunges etwa 0,6 Sekunden beträgt, so würde demnach die Fortbewegung im Galop mit einer Geschwindigkeit von etwa 300—550 *m* für die Minute stattfinden.

Nach einer Messung Colins[2]) ergeben sich für die Entfernungen der Hufspuren der einzelnen Gliedmaassen bei dieser Gangart folgende Maasse von der Hufspur

der linken hinteren	zu jener der rechten hinteren	Gliedmasse	1,00 *m*
» rechten hinteren	» » » linken vorderen	»	2,00 »
» linken vorderen	» » » rechten vorderen	»	1,10 »
» rechten vorderen	» » » linken hinteren	»	1,33 »
			5,43 *m*

Die Länge eines Galopsprunges in der Carrière wurde mit 6—7 *m* und auch noch darüber gemessen. Da die Dauer eines solchen Galopsprunges mit 0,5 Sekunde angenommen wird, so beträgt die Geschwindigkeit der Fortbewegung beim Rennlaufe 720—840 *m* in der Minute; hervorragende Renner legen in dieser Zeit einen noch grösseren

1) Marey, l. c. pag 173.
2) Colin, l. c. pag. 440.

Weg zurück. Für die Entfernungen der Hufspuren der einzelnen Gliedmassen beim Rennlaufe werden von Adam[1]) folgende Maasse angegeben, von der Hufspur

des linken Hinterfusses	bis zu jener des rechten Hinterfusses	. . . .	0,80 m
» rechten »	» linken Vorderfusses	. . . .	1,80 »
» linken Vorderfusses	» rechten »	. . . .	1,10
» rechten	» linken Hinterfusses	. . . .	2,30 »
			6,00 m

Bei der langsamen Galopbewegung bleiben die Hufspuren der hinteren Gliedmassen hinter jenen der vorderen Extremitäten zurück und fallen dementsprechend hinter die Spuren dieser. Bei der rascheren Galopbewegung greifen die hinteren Gliedmassen über die Vordergliedmassen vor. Colin macht darauf aufmerksam, dass entsprechend der grösseren Kraftentwickelung von Seiten der Hintergliedmassen die Hufspuren derselben tiefer in den Boden eingedrückt sind als jene der Vorderfüsse.

Die Galopbewegung ist allen unseren Hausthieren eigenthümlich, nur wird dieselbe nicht von Allen mit der gleichen Leichtigkeit und Ausdauer vollführt. Besonders gilt dies für das Rind, welches die einzelnen Galopsprünge nur in unregelmässiger Weise ausführt und wegen des schwach entwickelten Hintertheiles auch nur sehr kurze Zeit in dieser Gangart auszuharren vermag. Am schnellsten und am ausdauerndsten galopiren die Hunde und erreichen manche derselben, wie die englischen Windhunde, selbst die Geschwindigkeit der Pferde.

Der Sprung. (Tafel IV.)

Als Sprung bezeichnet man jene Bewegungsform, bei welcher der Körper durch die Triebkraft der beiden Hinterglieder eine Strecke weit frei in der Luft nach vorwärts geworfen wird, worauf dann die neuerliche Unterstützung desselben durch die Gliedmassen erfolgt. Damit diese Bewegung ausgeführt werden kann, müssen die Pferde die Körperlast auf die hinteren Gliedmassen übertragen und daher zunächst die Vorhand vom Boden abheben. Dieses Erheben der Vorhand bewirken sie durch Streckung der vorderen Gliedmassen und durch die Thätigkeit der Rückenmuskeln, welch' letztere ihre Wirkung um so energischer auf die Vorhand äussern können, als bei der gleichzeitig erfolgenden tiefen Einathmung eine Feststellung der Wirbelsäule durch die Bauch- und Rückenmuskel stattgefunden hat. Die hinteren Gliedmassen, welche nun allein die Unterstützung der Körperlast zu besorgen haben, sind in den Gelenken stark gebeugt. Indem nun dieselben rasch gestreckt werden, wird der Körper vom Boden abgestossen und in der Richtung nach vorwärts und aufwärts geschleudert; da nämlich der verticale Druck der Extremitäten grösser ist als das Ge-

1) Adam, Wochenschrift f. Thierheilk. und Viehzucht 1881, pag. 131.

wicht des Körpers, wie dies Marey[1]) mit seinem Dynamographen für den Menschen nachgewiesen hat, wird dieser Ueberschuss an Propulsivkraft dazu verwendet, dem Körper eine im Allgemeinen verticale Beschleunigung zu ertheilen. Je nachdem nun hierbei die Vorwärts- oder die Aufwärtsbewegung deutlicher hervortritt, wird der Sprung zum Weit- oder zum Hochsprunge.

Bei dem Weitsprunge, welcher dann ausgeführt wird, wenn es sich darum handelt, dass von dem Pferde ein breites Hinderniss, wie z. B. ein Graben, zu nehmen ist, wird der Körper nur wenig aufgerichtet und daher durch die Triebkraft der hinteren Extremitäten mehr in einer horizontalen Richtung nach vorwärts bewegt. Die vorderen Gliedmassen werden dabei gestreckt gehalten und sie sind auch diejenigen, welche nach dem Sprunge zuerst wieder landen. Nur bei geübten Springern nehmen alle vier Extremitäten in der Unterstützung des Körpergewichtes nach dem Sprunge Antheil, indem die Hinterfüsse schon während des Sprunges nach vorwärts geführt werden und dann die Vorderfüsse bei dem Auffangen der Körperlast unterstützen. Diese Art des Sprunges, welche den Vortheil bietet, dass die Vorderfüsse sehr geschont werden, versetzt das Pferd ausserdem noch in die Lage, die Gangart, während welcher der Sprung ausgeführt wurde, nach Vollendung desselben rasch wieder fortzusetzen.

Die Grösse des Weges, welche von einem Pferde in einem Sprunge zurückgelegt werden kann, beträgt für gewöhnliche Pferde etwa 3 *m*, für gute Springer selbst bis 7 *m* Entfernung. Derselbe wird ein um so grösserer sein, je rascher die Gangart gewesen ist, in welcher sich das Pferd vor der Ausführung des Sprunges bewegte.

Zur Ausführung des Hochsprunges, durch welche Art des Sprunges hohe Hindernisse, so z. B. Hürden, Mauern und dergl. genommen werden sollen, erheben die Pferde die Vorhand stärker, um dadurch dem Körper mehr eine Richtung nach aufwärts zu ertheilen. Bei diesem Sprunge werden auch die vorderen Gliedmassen in ihren Gelenken und zwar besonders in dem Vorderknie stark gebeugt um beim Uebersetzen des Hindernisses, ein Anstreifen der Vorderfüsse an dasselbe zu verhüten. — Das Landen nach dem Hochsprunge erfolgt auf eine verschiedene Weise. Gewöhnlich fangen die wieder vorgestreckten vorderen Gliedmassen die Körperlast allein auf, während die bei dem Sprunge nach hinten gestreckten Hinterfüsse erst nach den ersteren auffallen (fliegender Sprung). Werden aber während des Schwebens über das Hinderniss auch die hinteren Gliedmassen in gebeugter Haltung über dasselbe hinweggeführt, so setzen die Pferde bei dem Auffallen alle vier Gliedmassen nahezu gleichzeitig auf (Hirschsprung). Man findet übrigens auch, dass von sehr geübten Springern die hinteren Gliedmassen vor den Vorderfüssen landen und die Unterstützung des Körpergewichtes nach dem Sprunge übernehmen.

1) Compt. rend., Bd. 101, pag. 489.

Wenn auch einzelne seltene Beispiele darüber bekannt sind, dass Pferde Mauern von über 2 *m* Höhe übersprungen haben (de Curnieu)[1]), so dürfte doch bei dem Hochsprunge das Uebersetzen einer Höhe von höchstens 1 *m* als die mittlere Leistung angenommen werden können.

Die Sprungbewegung kann wohl nicht als Gangart bezeichnet werden, da sie nur einen einmaligen Bewegungsakt darstellt und die Thiere nicht im Stande sind mehrere Sprünge unmittelbar hintereinander auszuführen.

Von den übrigen Hausthieren wird der Sprung in der gleichen Weise ausgeführt, wie von dem Pferde. Die Rinder springen auf ebenem Boden in der Art, dass sie die Körperlast zuerst mit den hinteren Gliedmassen auffangen. Bei dem Uebersetzen von Hindernissen kommen sie mit den Vorderfüssen zuerst wieder auf dem Boden an (May)[2]). Die Schafe und die Ziegen vollführen den Sprung auf die gleiche Weise; ausserdem führen diese Thiere auch noch sogenannte Bocksprünge aus, eine Art des Sprunges, wobei sich der Körper mit allen vier Gliedmassen gleichzeitig vom Boden abschnellt. Neben der oben angeführten gewöhnlichen Weise zu springen, vermögen die Hunde und die Katzen diese Bewegung auch noch auf die Art zu vollziehen, dass sich dieselben vor dem Absprunge durch sehr starke Beugung in den Gelenken zusammenkauern und dem Körper durch die nun folgende rasche Streckung eine bedeutende Schwungkraft zu verleihen suchen.

Die Trag- und die Zugleistung.

Jede Arbeitsleistung der Thiere, mag sie in Form einer Trag- oder einer Zugleistung gegeben werden, wird durch die Grösse der Kraft bestimmt, multiplicirt mit der Geschwindigkeit, d. h. mit dem in einer Sekunde zurückgelegten Wege.

Für das Pferd nimmt man die Grösse der mittleren Arbeitsleistung für die Zeiteinheit mit 75 *kgm* an, da ein mittelstarkes Pferd bei gewöhnlicher Arbeit, wie z. B. vor den Wagen gespannt, eine Kraft von 60 *kg* mit einer Geschwindigkeit von 1,25 *m* in der Sekunde entfaltet. Da weiter für ein solches Pferd die mittlere Arbeitsdauer mit 8 Stunden für den Tag anzunehmen ist, so beträgt für dasselbe die tägliche Arbeitsleistung in runder Zahl 2 100 000 *kgm*. — Die sekundliche Arbeitsleistung des Ochsen hat man mit 48 *kgm* angenommen, da derselbe mit einer Kraft von 60 *kg* und einer Geschwindigkeit von 0,8 *m* pro Sekunde arbeitet. Seine tägliche Arbeitsleistung wird daher bei einer täglichen Arbeitsdauer von 8 Stunden in runder Zahl 1,4 Millionen Kilogrammmeter betragen. — Der Esel arbeitet mit einer Kraft von 36 *kg* und einer Geschwindigkeit von 0,8 *m* pro Sekunde, es beträgt dementsprechend seine sekundliche Leistung ca. 29 *kgm* und seine tägliche

---

1) c. n. Goubaux et Barrier, l. c. pag. 648.

2) May, Das Rind, pag. 262.

Arbeit 0,8 Millionen Kilogrammmeter. Die Kraft des Maulthieres wird mit 50 *kg* bei einer Geschwindigkeit von 1,1 *m* pro Sekunde, daher seine sekundliche Leistung mit 55 *kgm* angegeben. Das Maulthier leistet dementsprechend eine tägliche Arbeit von ca. 1,6 Millionen Kilogrammmetern. — Die Arbeitsleistung ist daher einerseits abhängig von der Grösse der fortzubewegenden Last und andererseits von der Geschwindigkeit mit welcher diese Last fortbewegt wird. Nimmt die erstere an Grösse zu, so wird die letztere im Allgemeinen abnehmen müssen und umgekehrt. Die thierische Arbeitsleistung hängt aber ausserdem auch von der Art der Belastung und von der Dauer der Arbeit wesentlich ab. Arbeiten die Thiere nur eine kurze Zeit hindurch, so vermögen dieselben die doppelte, selbst die dreifache Last zu bewältigen.

Für die Tragleistung kommen hauptsächlich nur die Einhufer in Betracht, da diese Thiere wegen ihres kräftigen und kurzen Rückens zum Tragen von Lasten vorzugsweise geeignet erscheinen. Im Allgemeinen wird die Tragkraft eine um so bedeutendere sein können, je convexer die Wirbelsäule gekrümmt ist, je weniger die Croupe abfällt und je kräftiger die Croup- und auch die Bauchmuskulatur entwickelt ist, da die letztere auf die Feststellung der Wirbelsäule den grössten Einfluss nimmt. Die Fortbewegung des belasteten Körpers geschieht, in gleicher Weise wie jene des unbelasteten, durch die Triebkraft der hinteren Gliedmassen, während die Vorderglieder vorzüglich die Last zu unterstützen haben.

Die Grösse einer Tragleistung wird, wie die Grösse einer jeden anderen Arbeitsleistung, bestimmt durch das Produkt aus der Last und der Geschwindigkeit, mit welcher jene fortbewegt wird. Nimmt die Geschwindigkeit zu, so wird im Allgemeinen die Grösse der fortbewegten Last eine geringere sein müssen. Dies ist der Fall, wenn die Thiere zum Reitdienste verwendet werden, da es sich bei dieser Art der Verwendung vorzuglich um die Entwickelung von Geschwingkeit handelt. Bei der Fortbewegung schwerer Lasten auf dem Rücken wird die Geschwindigkeit vermindert werden müssen, wie dies bei jener Form der Tragleistung stattfindet, welche von den Saum- oder Packthieren vollführt wird. Zu dieser Art der Arbeitsleistung eignen sich auch vorzugsweise die Esel, Maulesel und Maulthiere, und können diese Thiere verhältnissmässig bedeutendere Tragleistungen geben als die Pferde.

Nach Rueff beträgt die Grösse der Tragleistung eines Pferdes im Stande der Ruhe 40 pCt. des Körpergewichtes; für einen jeden Meter Geschwindigkeitszunahme in der Sekunde verringert sich die Grösse der Tragleistung des Pferdes um 16 pCt. des Körpergewichtes.

Bei der Zugleistung der Thiere erfolgt die Fortbewegung der Last durch Vermittelung bestimmter Anspannungsvorrichtungen. Die Geschirre, welche zu diesem Zwecke eine Verwendung finden, sind das Kummet und das Sielen- oder Brustgeschirr für die Pferde, das

Kummet, das Kopf- und das Halsjoch für die Rinder. Da durch alle diese verschiedenen Anspannungsvorrichtungen der Angriffspunkt der Last in jedem Falle vor die Verbindung der vorderen Extremitäten mit dem Rumpfe zu liegen kommt, werden hierbei nicht, wie bei der Tragleistung, die hinteren Gliedmassen allein die gesammte Triebkraft aufzubringen haben, sondern es werden sich auch die vorderen Extremitäten aktiv an der Fortbewegung der Last betheiligen können. Dementsprechend wird auch die gesammte bewegte Körpermasse des Zugthieres zur Ueberwindung der angehängten Last beitragen können, indem dieselbe auf die Anspannungsvorrichtung einen Druck ausübt und hierdurch das Vorwärtsschieben der Last in passiver Weise unterstützt. Es wird daher im Allgemeinen die Zugleistung mit der Zunahme des Körpergewichtes der Zugthiere sich entsprechend erhöhen. Die Grösse der Zugleistung ist abhängig von der Grösse der Last und von der Grösse der Geschwindigkeit mit welcher dieselbe fortbewegt wird. Mit der Zunahme der Belastung wird die Grösse des in der Zeiteinheit zurückgelegten Weges abnehmen müssen und umgekehrt. Wenn man nun auch die Grösse der sekundlichen Zugleistung des Pferdes mit 75 *kgm*, die des Ochsen mit 48 *kgm* und jene des Esels mit 29 *kgm* berechnet, so vermögen diese Thiere doch nie thatsächlich eine so grosse Arbeit zu leisten, da die Reibungsverhältnisse an den Transportmitteln, auf welchen die Last fortbewegt wird, die Wirkung der Kraftleistung herabsetzen.

Das Klettern.

Das Klettern ist eine Bewegungsform, die unter unseren Haussäugethieren nur der Katze zukommt und welche es diesem Thiere gestattet, sich auf einer stark geneigten oder selbst vertikalen Fläche fortzubewegen. Die Katzen klettern in der Weise, dass sie sich theils mit ihren Krallen an den Rauhigkeiten des Gegenstandes, auf welchen sie hinaufgelangen wollen, anklammern, theils denselben mit den Endtheilen der beiden vorderen Gliedmassen umgreifen und dabei den Rumpf der Unterlage nähern. Das Körpergewicht findet auf diese Weise die nöthige Unterstützung und wird abwechselnd durch das Strecken der festgestellten beiden hinteren Extremitäten und durch die starke Beugung, namentlich im Ellbogengelenke, der festgekrallten beiden vorderen Gliedmassen, nach aufwärts geschoben.

Zum Klettern sind die Katzen durch den Besitz von Schlüsselbeinen befähigt, welche, wie Strebepfeiler, das Schulterblatt vom Rumpfe entfernt halten und dadurch der vorderen Gliedmasse eine vielseitigere Bewegung und ihrer Muskulatur eine grössere Kraftentfaltung gestatten.

Das Schwimmen.

Alle unsere Haussäugethiere vermögen im Wasser Ortsbewegungen vorzunehmen. Da der Körper dieser Thiere trotz der in den Athmungsorganen und im Verdauungstracte angesammelten Gase, specifisch

schwerer ist als das Wasser, so taucht derselbe verhältnissmässig tief in das Mittel ein und bedarf es fortgesetzter Bewegungen der Gliedmassen, um den Rumpf so weit schwebend zu erhalten, dass der Kopf über die Oberfläche des Wassers emporragt und so der Luft ein Zutritt zu den Athmungsorganen ermoglicht wird. Uebrigens hat auch diesbezüglich die Menge des im Korper angesammelten Fettes, durch welches das specifische Gewicht des Thierkörpers verringert wird (Milne Edwards)[1]), einen gewissen Einfluss und schwimmen deshalb erfahrungsgemass fettere Thiere im Allgemeinen leichter als magere. — Die Möglichkeit einer Ortsveranderung im Wasser ist durch den Widerstand des Mittels gegeben, welchen dieses den Bewegungen der Gliedmassen entgegensetzt. Die Bewegungen der Gliedmassen bei dem Schwimmen erfolgen in ähnlicher Weise wie bei den Ortsbewegungen auf festem Boden und zwar in jener Aufeinanderfolge, wie wir sie bei dem Trabe kennen gelernt haben. Auch bei dem Schwimmen erfolgt die Unterstützung des Korpergewichtes durch die vorderen Gliedmassen, während die Triebkraft für die Vorwärtsbewegung durch die Action der Hinterglieder geleistet wird. Die Gliedmassen verbleiben bei diesen Bewegungen unter der Oberflache des Wassers; nur die Hunde heben mitunter die Vorderfusse über den Wasserspiegel hervor. — Bei dem Schwimmen in gerader Richtung bewegen sich die Gliedmassen beider Seiten mit gleicher Kraft und Schnelligkeit. Jede auf die Gliedmassen nur der einen Seite beschränkte Verstärkung der Action derselben, verursacht eine Abweichung der Bewegung des Körpers nach der entgegengesetzten Seite; sodass z. B. bei stärkeren und schnelleren Bewegungen der Gliedmassen der linken Seite, die Thiere nach rechts schwimmen, und umgekehrt.

Wenn auch das Schwimmen für unsere Haussäugethiere immer mit einer grösseren Kraftanstrengung verbunden ist, so schwimmen dieselben doch im Allgemeinen mit einer grossen Fertigkeit, und besonders die kleineren Gattungen unter denselben, wie die Hunde und Katzen. Unter den grossen Haussäugethieren zeichnet sich das Pferd durch seine Ausdauer im Schwimmen aus und kann dasselbe, wie Bendz[2]) hervorhebt, bedeutendere Strecken — eine halbe Meile und darüber — schwimmend zurücklegen.

Die Vögel tauchen bei dem Schwimmen mit ihrem Körper nur wenig in das Wasser ein, da das specifische Gewicht ihres Korpers, wegen der grossen Menge von Luft, welche in den Luftsäcken, in den Knochen und in den Federn enthalten, nur ein sehr geringes ist. Durch das Sekret der, bei den Wasservögeln mächtig entwickelten Bürzeldrüse, welches von diesen Thieren mit dem Schnabel ausgepresst und auf die Federn übertragen wird, werden diese eingeölt und dadurch vor der Durchtränkung durch das Wasser geschützt, wodurch eine Erhohung des specifischen Gewichtes nach dieser Richtung verhindert wird. — Bei dem Schwimmen legen sich

---

1) H. Milne Edwards, Leçons sur la physiologie et anatomie comparée, XI, pag. 74.

2) l. c. pag. 121.

die Vögel mit dem Körper derart auf das Wasser, dass der Schwerpunkt des Korpers weit vor die mit Schwimmhäuten versehenen Schwimmfüsse zu liegen kommt, welch' letztere die Triebkraft für die Ortsveränderung aufbringen. Die Vorwärtsbewegung geschieht in der Art, dass die Thiere ihre Füsse mit aneinandergelegten Zehen nach vorwärts führen und dieselben dann mit entfalteten Schwimmhäuten nach rückwärts stossen. Geschieht diese Bewegung gleichartig mit beiden Füssen, so schwimmen die Thiere in gerader Richtung fort, während bei der Bewegung nur eines Fusses, z. B. des linken, das Thier nach der anderen Seite, also nach rechts hin bewegt wird.

Die vollkommensten Schwimmer unter den Wirbelthieren sind die Fische, vermöge der besonderen Form und Einrichtung ihres Körpers, welcher während des Schwimmens vollständig in das Wasser eingetaucht ist. Die Vorwärtsbewegung im Wasser wird durch die spindelförmige Gestalt des Körpers, wie sie den meisten Fischen eigen ist, besonders begünstigt, und erscheint der letztere bei Fischen, welche durch sehr rasches Schwimmen ausgezeichnet sind, gegen die Rücken- und die Bauchseite hin, verschmächtigt (Milne Edwards)[1]. Das Schwimmen der Fische geschieht theils durch Bewegungen des Schwanzes und seiner Flosse, theils durch jene der übrigen Flossen. Der erstere liefert hauptsächlich die Triebkraft für die Bewegung und bestimmt gleichzeitig auch die Richtung, nach welcher hin die letztere stattfindet Die Bewegungen des Schwanzes erfolgen in der Art, dass derselbe nach der einen oder der anderen Seite vorerst abgebogen wird, worauf er durch energische Streckung gegen die Medianlinie zurückkehrt, dabei einen Druck gegen das Wasser ausübt und dadurch den Körper in der entgegengesetzten Richtung nach vorwärts treibt (Borelli)[2]; nur dadurch, dass dem Schlage von der einen Seite her rasch ein Schlag von der anderen Seite gegen die Medianlinie folgt, vermögen die Fische in gerader Richtung fortzuschwimmen.

Die übrigen Flossen tragen, wie dies die Beurtheilung der Wirkung der einzelnen Flossen erkennen lasst, durch ihr Zusammenwirken zur Ausführung verschiedener Bewegungen, namentlich jedoch zur Erhaltung des Gleichgewichtes bei. So ergaben die Versuche Borelli's u. A., dass nach der Entfernung der Bauchflossen, die Fische wegen schwankender Bewegungen nach den beiden Seiten hin, das Gleichgewicht nur schwer zu erhalten im Stande sind. Werden die Rückenflossen abgetragen, so geschieht es sehr häufig, dass die Fische nur mehr mit dem Bauche nach aufwärts schwimmen können. Die Bewegung der Seitenflossen beeinflusst die Richtung, nach welcher hin die Fische schwimmen; bewegen sich nämlich die Seitenflossen gleichartig, so bewegen sich die Fische in gerader Richtung nach vorwärts; ist die Flosse der einen Seite an den Körper angelegt, während die der anderen Seite bewegt wird, so schwimmen die Fische nach der dieser Seite entgegengesetzten Richtung; wird z. B. nur die linke Seitenflosse bewegt, so schwimmen die Fische nach rechts.

Ueber die Bedeutung der Schwimmblase herrschen noch differente Ansichten und dürfte dieses Organ wohl nur zur Verminderung des specifischen Gewichtes des Fischkörpers beitragen. Uebrigens fehlt die Schwimmblase manchen Fischen und ist bei anderen nur rudimentär entwickelt, ohne dass dieselben dadurch in ihren Bewegungen im Wasser beeinträchtigt sind.

1) l. c. T. XI, pag. 83.

2) Borelli, De motu animalium, pars prima 1685, vergleiche auch Pettigrew; J. Bell (in's Deutsche übersetzt von Rosenthal), Die Ortsbewegung der Thiere 1875; H. Strasser, Ueber die Grundbedingungen der activen Locomotion 1880, — Zur Lehre von der Ortsbewegung der Fische durch Biegungen des Leibes und der unpaaren Flossen 1882.

Einige neuere im Texte nicht citirte hierher gehörige Literatur.

Adamkiewitsch, Physikalische Eigenschaften der Muskelsubstanz. Centralbl. f. d. med. Wissenschaften 1874, Nr. 22.

Ders., Wärmeleitung des Muskels. Arch. f. Anat. u. Physiol. 1875.

Aldehoff, Ueber den Einfluss d. Carenz auf den Glycogenbestand von Muskel und Leber. Zeitschr. f. Biolog. XXV, pag. 137.

Astaschewski, Ueber die Säurebildung und den Milchsäuregehalt der Muskel. Zeitschr. f. physiol. Chemie 4.

Beaunis, Ueber die Form der Reflexcontraction. Gaz. d. Hosp. 1883, Schmidt, Jahrbuch 1884, 3, 4

Bernstein, Neue Theorie der Erregungsvorgänge und elektrischen Erscheinungen an der Nerven- und Muskelfaser. Untersuch. a. d. ph. Instit. d. Univers. Halle 1884, I, pag. 45.

Biedermann, Ueber secundäre Erregung von Muskel zu Muskel. Sitzungsb. d. kaiserl. Akademie d. Wissensch. in Wien XCVII, 3. Abth., Heft 1—6, pag. 145.

Ders., Zur Physiologie der glatten Muskeln. Arch. f. Physiol. XLV, pag. 369; XLVI, pag. 398.

Bleibtreu, Ueber den Einfluss der Muskelarbeit auf die Harnstoff-Ausscheidung. Arch. f. Physiol. XLVI, pag. 601.

Böhm, Ueber Milchsäurebildung und Glycogenschwund bei der Todtenstarre. Arch. f. Physiol. XLVI, p. 265.

Brouardel, De la rigidité cadaverique. Gaz. d. Hosp. 1889, 71.

Brown-Sequard, Recherches sur les monoments de contraction et de relâchement en apparence spontanès qui se produisent dans les muscles, après la mort, tort que dure la rigidité cadaverique. Compt. rend. CV, 14, pag. 556.

Brunton and Cash, On the circumstances wich modify the action of Caffeine and Theine upon voluntary muscle. Journ. of Physiol. IX, 2/3, pag. 112.

Buckmaster, Ueber eine neue Beziehung zwischen Zuckung und Tetanus. Arch. f. Anat. u. Physiol. 1886, pag. 459.

Cash, Der Zuckungsverlauf als Merkmal der Muskelart. Arch. f. Anat. u. Physiol. 1880.

Carslaw, Die Beziehungen zwischen der Dichtigkeit und den reizenden Wirkungen der Kochsalzlösungen. Arch. f. Anat. u. Physiol. 1887, pag. 430.

Chauveau, A., De l'enervation partielle des muscles, modification qu'elle apporte dans les caractères de la contraction corollaire relatifs au move de distribution des nerfs musculaires et à l'étendue du champ d'action des plaques motrices terminales. Arch. d. Physiol. (5) I, 1/2, pag. 124.

Chauveau und Kaufmann, Experiences pour la détermination du coëfficient de l'activité nutritive et respiratoire des muscles en repos et en travail. Compt. rend. CIV, 17, pag. 1126.

Chauveau, Consequences physiologiques de la determination de l'activité spécifique des échanges ou du coëfficient de l'activité nutritive et respiratoire dans les muscles en repos et en travail. Compt. rend. CIV, 20, pag. 1352.

Ders., Methode pour la determination de l'activité spécifique des échanges intramusculaires ou du coëfficient de l'activité nutritive et respiratoire des muscles en repos et en travail. Compt. rend. CIV, 20, pag. 1409.

Chauveau und Kaufmann, Nouveaux documents sur les relations, qui existent entre le travail chimique et le travail mécanique du tissu musculaire. Compt. rend. CIV, 25, pag. 1763; CV, 6, pag. 296.

Chapman and Brubaker, Researches upon the general physiology of nerve and muscle. Proc. of the Acad. of nat. Soc. of Philadelphia 1888.

Chittenden and Wikoff-Cummins, The nature and chemical composition of the myosin of muscle tissue. Studies from the Laborat. of Physiol. Chem. Sheffield Scientif School of Yale Univ. III, 5, 115.

Cowl, Ueber das mechanische Latenzstadium des Gesammtmuskels. Arch. f. Anat. u. Physiol., phys. Abth. 1889, pag. 563.

Danilewsky, Ueber die Wärmeproduction und Arbeitsleistung der Muskeln. Arch. f. d. ges. Physiol. XXX.

Demant, Zur Frage nach dem Harnstoffgehalte der Muskeln. Zeitschr. f. physiol. Chemie 4.

Dreser, Ein Vorlesungsversuch betreffend die Säurebildung bei der Muskelthätigkeit. Centralbl. f. Physiol. 1879, 9, pag. 195.

v. Eiselsberg, Zur Lehre von der Todtenstarre. Arch. f. d. ges. Physiol. XXIV.

Enko, Beitrag zur Lehre von der Muskelcontraction. Arch. f. Anat. u. Physiol. 1880.

Exner, Ueber optische Eigenschaften lebender Muskelfasern. Arch. f. Physiol. XL, 7 u. 8, pag 360, 1887.

Ders., Physiologische Verschiedenheiten der Muskelleistungen. Anzeiger d. Ges. d. Aerzte zu Wien 1887, pag 181.

Feuerstein, Zur Lehre von der absoluten Muskelkraft. Arch. f. Physiol. XLIII. pag. 347.

Fick, A., Versuche über isometrische Muskelzuckungen. Arch. f. Physiol. XLV, pag. 297.

Fischel, Neue Reaction zur Erkennung glatter Muskelfasern. Prager med. Wochen schrift 1879.

v. Frey, Reizungsversuche am unbelasteten Muskel. Arch. f. Anat. u. Physiol., phys. Abtheil. 1887, pag. 195

Ders, Versuche zur Auflosung der tetanischen Muskelcurve, Festschrift für Ludwig-Leipzig 1887, pag. 35.

Ders., Ueber zusammengesetzte Muskelzuckungen. Arch. f. Anat. u. Physiol., phys. Abth. 1888, pag. 213.

Friedmann, Experimenteller Beitrag zur Lehre von der Erhöhung der mechanischen Muskelerregbarkeit. Neurol. Centralbl. 1887, Nr. 21, pag. 489.

Fürst, Zur Physiologie der glatten Muskeln. Arch. f. Physiol. XLVI.

Gad, Ueber das Latenzstudium des Muskelements und des Gesammtmuskels. Arch. f. Anat. und Physiol. 1879.

Gaskell, Beobacktungen über den Blutstrom im Muskel. Centralbl. f. d. med. Wissensch 1876, pag. 557.

Gleiss, Ein Beitrag zur Muskelchemie. Arch. f. Physiol. XLI, pag. 69.

Grehaut et Quinquand, Dosage de l'urée dans le sang et dans les muscles. Compt. rend. CVIII, pag. 1092.

Griffiths. On the rhythm of muscular response to volitional muscles in man. Journ. of Physiol. IX, No. 1.

Grünhagen, Ueber das Verhältniss zwischen Reizdauer, Reizgrösse und latenter Reizperiode, nach einem neuen Versuchsverfahren. Arch. f. d. ges. Physiol. XXXIII.

Grützner, Ueber physiologische Verschiedenheiten der Skelettmuskel. Breslauer ärztl. Zeitschrift 1883.

Ders., Zur Muskelphysiologie. Breslauer ärztl. Zeitschrift IX, 1, 1887.

Haliburton, Muscle Plasma. Journ. of Physiol. VIII, 3 and 4, pag. 133.

Hellstén, Direkte Reizung der quergestreiften Muskeln mittelst des constanten Stromes. Zeitschr. f. Biolog., N. F. V, pag. 486.

Hemala. Zur Frage nach dem unterschiedlichen chemischen Aufbau der verschiedenartig funktionirenden und der histologisch verschiedenartigen Muskeln bei einem und demselben Thiere. Krukenberg, chem. Untersuch. z. wissenschaftl. Med., Heft 2, pag. 139.

Hermann, Notizen zur Muskelphysiologie. Arch. f. d. ges. Physiol. XIII.

Ders., Ein Beitrag zur Theorie der Muskelcontraction. Arch. f. d. ges. Physiol. XVIII.

Ders., Ueber die Abhängigkeit des Absterbens der Muskeln von der Länge ihrer Nerven. Arch. f. d. ges. Physiol. XXII.

Kaufmann, Contraction der Muskelfaser. Arch. f. Anat. u. Physiol. 1874.

Kolb, Beiträge zur Physiologie maximaler Muskelarbeit, besond. d. modernen Sports. Berlin 1888.

Krehl, Ueber den Herzmuskelton. Arch. f. Anat. u. Physiol., phys. Abth. 1889, pag. 253.

v. Kriess, Untersuchungen zur Mechanik des quergestreiften Muskels. Arch. f. Anat. u. Physiol. 1880.

Ders., Zur Kenntniss der willkürlichen Muskelthätigkeit. Arch. f. Anat. u. Physiol., S. B. 1886, pag. 1.

Ders., Ueber den zeitlichen Verlauf summirter Zuckungen. Arch. f. Anat. u. Physiol., phys. Abth. 1888 pag. 537.

Kronecker und Gotsch. Ueber die Ermüdung tetanisirter quergestreifter Muskeln. Arch. f. Anat. u. Physiol. 1880.

Kronecker und Stirling. Ueber die sogenannte Anfangszuckung. Arch. f. Anat. u. Physiol. 1878.

Krukenberg, Fortgesetzte Studien zur vergleichenden Muskelphysiologie. Vergl. phys. Studien II, 1. Reihe, 4. Abth.

Kühne, Sekundäre Erregung von Muskel zu Muskel Zeitschr. f. Biolog., N. F. VI, pag. 383, VIII, pag. 203.

Kühne und Chittenden. Myosin und Myosmosen. Zeitschr. f. Biol. XXV, pag. 358.

Kunkel, Ueber die Beeinflussung der Muskel durch Gifte und andere Ernährungsstörungen. Sitzungsb. d. physik.-med. Ges. zu Würzburg 1887, Nr. 4, pag. 53.

Ders., Studien über die quergestreiften Muskeln. Festschrift für Kölliker 1887.

Laborde, Modifications de la temperature liées au travail du muscle; l'echauffement primitif du muscle on travail est independant de la circulation. C. R. Soc. d. Biolog. 1887, pag. 304.

Langendorff, Zur Kenntniss der Zersetzungserscheinungen an den Muskeln. Centralblatt f. d. med. Wissensch. 1882.

Ders., Herzmuskel und Atropin. Arch. f. Anat. u. Physiol. 86, pag. 267.

Lawes und Minkowsky, Ueber das Verhalten des Muskelglycogens nach der Leberexstirpation. Arch. f. Experiment.-Pathol. XXIII, pag. 139.

Lépine et Porteret, De l'influence qu'exercent les substances antipyrétiques sur la teneur des muscles en glycogene. Compt. rend. CVII, 7, pag. 416.

Levy, Ueber Farbstoff in den Muskeln. Zeitschr. f. ph. Ch. XIII, 4, pag. 309.

Lovén, Ueber den Muskelton bei elektrischer Reizung. Arch. f. Anat. u. Physiol. 1881.
Ders., Zur Frage des Strychnintetanus und der willkürlichen Muskelcontraction. Centralbl. f. d. med. Wissensch. 1881.
Luchsinger, Notizen zur Physiologie des Glocogens. Arch. f. d. ges. Physiol. XVIII.
Lukjanow, Wärmelieferung und Arbeitskraft des blutleeren Säugethiermuskels. Arch. f. Anat. u. Physiol., S.-B. 1886, pag. 117.

Mache, Ueber die das Muskelglycogen betreffenden Angaben von Weiss und Chandelon. Zeitschr. f. Biolog. XXV, pag. 163.
Macmumm, Further observations on Myohaematin and the Histohaematins. Journ. of Phys. VIII, 2, pag. 51; Zeitschr. f. physiol. Chemie XIII, pag. 497.
Mandelbaum, Beiträge zur Lehre über die physiologische Bedeutung des Muskelglycogens. Inaug.-Dissert. Königsberg 1881.
Marcuse, Ueber die Bildung von Milchsäure bei der Thätigkeit des Muskels und ihr weiteres Schicksal im Organismus. Arch. f. d. ges. Physiol. XXXIX, pag. 425.
Marey, Analyse cinématique de la locomotion du cheval Compt. rend. 1886, No. 13.
Ders, Recherches expérimentales sur la morphologie des muscles Comp rend. CV, pag. 446.
Marey et Payès, Locomotion comparée: mouvement du membre pelvien chez, l'homme, l'elephant et le cheval. Compt. rend. CV, pag. 149.
Martins, Historisch-kritische und experimentelle Studien zur Physiologie des Tetanus. Arch. f. Anat. und Physiol. 1883.
Mayer, Sigmund, Ueber einige Bewegungserscheinungen an quergestreiften Muskeln. Prager med. Wochenschr. 1881.
Mendelsohn, Sur la phase de la contraction musculaire pendant la quelle se fait le debut du dégagement de la chaleur. C. R. Soc. de Biologie 1889, pag. 469.
Merkel, Ueber die Contraction der quergestreiften Muskelfasern. Arch. f. mikrosk. Anatom. XIX.
Minot, Experiments on tetanus. Journ. of anatom. and physiol. XII.
Mörner, Studien über das Alkalialbuminat und das Syntonin. Arch. f. d. ges. Physiol. XVII.
Moleschott et Battistini, Sur la réaction chimique des muscles striés et de diverses parties du système nerveux à l'état de repos et après le travail. Arch. Ital. de Biol. 1887, t VIII, fasc. I, pag. 90.
Mommsen, Beitrag zur Kenntniss des Muskeltonus. Virchow's Arch. C. 1. Heft.
Monari, Variazioni del glicogeno, dalle zucchero e dell' acido lattico dei muscoli nella fatica. Bull. del real. accad. med. di Roma XV, 2/3, pag. 82.
Ders., Mutamenti della composizione chimica dei muscoli nella fatica. Bullet. d. r. acad. med. di Roma XV, 2/3, pag. 101; Gaz. chim. ital. XVII, pag. 367.
Müller, G. E., Die Theorie der Muskelcontraction (vorl. Mitth.). Nachrichten d. k. Ges. d. Wissensch. zu Göttingen 1889, Nr. 7, pag. 132.
Münzer, Ueber secundäre Erregung von Muskel zu Muskel. Arch. f. Physiol. XLVI, pag. 245.
Munk, Ueber die Abhängigkeit des Absterbens der Muskeln von der Länge ihrer Nerven. Arch. f. Anat. u. Physiol. 1880.

Newmann, New theory of contraction of striated muscle etc. Journ. of anat. and physiol. 1879.
Nikolaides, Ueber die Curve, nach welcher die Erregbarkeit des Muskels abfällt. Arch. f. Anat. u. Physiol., S.-B., pag. 27.

Paschkis und Pal, Ueber die Muskelwirkung des Coffeïns, Theobromins und Xanthins. Wiener med. Jahrbücher 1886, pag. 61.

Paterson, Position of the mamalian limb; regarded in the light of its innervation and development. Journ. of Anat. a. Physiol. XXIII, 2, pag. 283.

Payès, De la marche chez les animaux quadrupèdes. Compt. rend CVIII, 4, p. 194.

Picard, Recherches sur l'urée. Compt. rend. LXXXVII.

Pick, Zur Lehre von den Wirkungen der mechanischen Muskelreizung. Prag. med. Wochenschr. 1884, 9.

Piotrowski, Weitere Untersuchungen über die Trennung der Reizbarkeit und der Leitungsfähigkeit in Nerven und Muskeln. Bull. intern. de l'Academie d. Sc. de Cracovie 1889. Résumés, pag. XXXII.

Ranvier, Des muscles de la vie animale à contraction brusque et à contraction lente, chez le lièvre. Compt. rend. CVII, pag. 971.

Ders., Des muscles rouges et des muscles blancs chez les rongeurs. Compt. rend. CIV, 1, pag. 79.

v. Regéczy, Die scheinbare Latenzperiode der Erregung bei directer Muskelreizung. Arch. f. Physiol. XLIII, 12, pag. 584.

Ders., Die Bestimmung der Erregungsstelle im Muskel bei der Reizung mit inducirten elektrischen Strömen. Arch. f. Physiol. XLIII, 12. pag. 533.

Ders., 1. Neues Verfahren zur Bestimmung der Fortpflanzungsgeschwindigkeit der Erregung im Muskel; 2. Neue Versuche zum Beweise der bipolaren erregenden Wirkung des inducirten elektrischen Stromes Arch f. Physiol. 1888, p. 117, 127.

Richet, De l'excitabilité du muscle, pendant les différentes périodes de sa contraction. Compt. rend. LXXXIX.

Ringer, S., Further experiments regarding the influenze of small quantities of lime, potassium and other salts on muscular tissue. Journ. of Physiol. VII, pag. 291.

L. Ringer and D. Buxton, Upon the similarity and dissimilarity of the behaviour of cardiac and skeletal muscle when brought into relation with solutions containing sodium, calcium and potassium salts. Journ. of Physiol. VIII, 5, p. 288.

Röhrmann, Ueber Bildung und Ausscheidung von Milchsäure und Zucker bei der Muskelthätigkeit. Jahresbericht d. schles. Ges. f. vaterländ. Cultur LXIV, p. 39.

Rollet, Anatomische und physiologische Bemerkungen über die Muskel der Fledermäuse. Sitzungsb. d. kaiserl. Akad. d. Wissensch. in Wien XCVIII, Abth. 3, Mai 1889.

Rossbach, Muskelversuche an Warmblütern. Arch. f. d. ges. Physiol. XV.

Rossbach und Harteneck, Ueber Ermüdung und Erholung des quergestreiften Muskels der Warm- und Kaltblüter. Verhandl. d. physikal. med. Gesellsch. z. Würzburg XL.

Roth, Ueber die Wirkung höchster elektrischer Reizfrequenzen auf Muskel und Nerven. Arch. f. Physiol. XLII, 3, 4. pag. 91.

Rouget, Ch., Les dernières manifestations de la vie des muscles. Compt. rend. CIV, 14, pag. 1017.

Schmelz, Experimentelle Kritik der im medicinischen Laboratorium zu Königsberg von M. Lawes und Minkowsky ausgeführten, den Ursprung des Muskelglycogens betreffenden Arbeit. Zeitschr. f. Biolog. VII, 2, pag. 180.

Schönlein, Ueber arythmische Contractionen quergestreifter Muskeln auf mechanische Reizung. Arch. f. Anat. und Physiol. 1882.

Ders., Versuche über den zeitlichen Verlauf des Muskelstromes im Tetanus. Arch. f. d. ges. Physiol. XLV, pag. 134.

Seegen, Ueber die Einwirkung von Muskel und Blut auf Glycogen. Centralbl. f. d. med. Wissensch. 1887, Nr. 20, pag. 356 u. 386.

Theré, Elements de statique graphique appliquée à l'équilibre des systèmes articulés. Paris, Baudry et Comp. 1888.

Tschirjew, Ueber die Nerven- und Muskelerregbarkeit. Arch. f. Anat. u. Phys. 1877

Ders., Tonus quergestreifter Muskeln. Arch. f. Anat. u. Physiol. 1879.

Valentin, Einige Erfahrungen über den Einfluss der Dehnung der Muskelfasern auf die Zusammenziehungsgrösse. Zeitschr. f. Biolog. XIV, 1878.

Ders., Einiges über Ermüdungscurven quergestreifter Muskelfasern. Arch. f. d. ges. Physiol. XXIX.

Waller, Note sur la force électromotrice des muscles d'un animal à sang chaud après la mort. Arch. d. Phys. XX, 4, pag. 457.

Werther, Ueber die Milchsäurebildung und den Glycogenverbrauch im quergestreiften Muskel bei der Thätigkeit und bei der Todtenstarre. Arch. f. d. ges Physiol. XLVI, pag. 63.

Yeo, G. F., On the normal duration and significance of the »latent period of excitation« in muscle-contraction. Journ. of Physiol. IX, pag. 396.

Zuntz, Ueber den Einfluss der Innervation auf den Stoffwechsel des ruhenden Muskels. Berliner klin. Wochenschrift 1878.

Zeugung und Entwicklung.

1. Die Zeugung.*)

Von

Ellenberger.

Ein unabänderliches Naturgesetz spricht die Vergänglichkeit aller Lebewesen aus. Alles, was besteht, muss zu Grunde gehen, Alles, was lebt, muss sterben. Der Tod ist unabwendbar. Die dem Leben des Individuums gesetzte Grenze ist nach der Thierart und nach den individuellen und den zufälligen äusseren Verhältnissen verschieden (hierüber siehe an anderer Stelle). Mag aber die dem Individuum zugemessene Lebenszeit lang oder kurz sein, das Ende des Lebens ist stets dasselbe, es ist der Tod; jedes Lebewesen stirbt also nach einer gewissen Zeit der selbstständigen Existenz. Die Vernichtung der Einzelwesen müsste eigentlich zu einer Vernichtung der Art und Gattung, ja zu einer Vernichtung des gesammten organischen Lebens auf der Erde führen. Dies ist nun aber nicht der Fall. Das organische Leben besteht im Gegentheil schon seit sehr langer Zeit auf der Erde; auch die einzelnen Arten und Gattungen der Lebewesen haben sich seit Jahrtausenden erhalten; nur selten stirbt eine Thier- oder Pflanzenspecies aus.

In welcher Weise ist nun in der Natur für die Erhaltung des Lebens

*) Das Kapitel »Zeugung« hatte im Wintersemester 1882 83 ein College von mir auf meine Bitte hin freundlichst ubernommen. Im Wintersemester 1889 90 erhielt ich die Nachricht, dass es dem betreffenden Herrn in Folge unvorhergesehener, nicht zu beseitigender Hindernisse unmoglich gewesen sei, das Kapitel in der abgelaufenen Zeit zu bearbeiten. Ich war nun genothigt, einen neuen Bearbeiter zu suchen und hatte das Glück, auch einen solchen zu finden. Als nun die Zeit herankam, zu welcher der Druck des Artikels beginnen musste (Dezember 1890), erhielt ich die Mittheilung, dass auch dieser zweite Autor nicht im Stande gewesen war, die Abhandlung zu schreiben und Untersuchungen anzustellen. Diese unabwendbaren Verhältnisse sind es gewesen, die mich in letzter Stunde nöthigten, in wenigen Wochen eine Abhandlung zu verfassen, zu deren Herstellung eigentlich Jahre nothwendig gewesen wären. Dass unter diesen Umständen von Untersuchungen über die Spermatogenese, über die Veränderungen der Geschlechtsorgane während der Brunst und der Schwangerschaft und über Anderes abgesehen werden musste, ist selbstverständlich.

und für die Erhaltung der vorhandenen Arten gesorgt? Die vorhandenen Arten werden dadurch vor dem Untergange bewahrt, dass die existirenden Lebewesen neue und ihnen gleiche oder ihnen wenigstens im höchsten Maasse ähnliche Lebewesen erzeugen. Dieser Vorgang der Vermehrung der vorhandenen resp. der Bildung neuer Lebewesen aus den bereits existirenden nennt man die elterliche Zeugung oder die Fortpflanzung.

Neben dieser, durch die Erfahrung nachgewiesenen Form der Erhaltung des Lebens und der Thier- und Pflanzenarten kommt noch eine zweite Form dieses Naturvorganges in Betracht, nämlich die Erzeugung resp. Schöpfung neuer Lebewesen aus unbelebter, organischer oder anorganischer Materie. Diesen Vorgang nennt man die Urzeugung.

Sonach haben wir im Nachstehenden zwei Arten der Erhaltung des Lebens zu betrachten, die Urzeugung und die Fortpflanzung.

1. Die Urzeugung.

Wir wollen hier nicht auf die Frage des Entstehens des Lebens und der Lebewesen auf der Erde resp. im Weltall eingehen, sondern vielmehr nur die Frage erörtern, ob noch gegenwärtig aus sogenannten unbelebten Dingen lebendige hervorgehen können, ob also noch heutzutage eine Urzeugung (Abiogenesis, Generatio äquivoca s. spontanea) vorkommt. Im Alterthum glaubte man an eine weit verbreitete Urzeugung; so nahm z. B. Aristoteles an, dass aus den grünen Blättern Raupen, aus dem Käse Maden, aus dem Schlamm und Sand Fische entstehen könnten u. dergl. Diese Annahme wurde zu Ende des Mittelalters und im Anfange der neueren Zeit und zwar besonders von Redi und Swammerdam an der Hand von Thatsachen mit einem derartigen Erfolge bekämpft, dass die Lehre von der Urzeugung höher organisirter Wesen, namentlich der Insekten, aufgegeben wurde Zunächst glaubte man aber noch an die Urzeugung von Würmern, z. B von Eingeweidewürmern und von ähnlichen niederen Lebewesen. Es ist das Verdienst der Forscher des 19. Jahrhunderts (Küchenmeister, Leuckart u. A.) gewesen, den Entwicklungsgang dieser Thiere nachgewiesen und damit die Lehre von der Urzeugung der Eingeweidewürmer aus der Welt geschafft zu haben. Auch für die Cölenteraten und Echinodermen musste die Lehre von der Urzeugung aufgegeben werden. Dagegen glaubte man noch lange Zeit, dass die Infusorien in keimfreien Aufgüssen, also auf dem Wege der Urzeugung entstehen könnten. Durch Ehrenberg, Schwann, Schultze, Helmholtz und Milne Edwards wurde aber dargethan, dass auch diese Thiere nur aus vorhandenen Keimen, resp. als Nachkommen der vorhandenen Infusorien entstehen und dass auch bei ihnen eine Urzeugung nicht vorkommt. In Aufgüssen, die längere Zeit auf 100° erhitzt werden und denen dann keimfreie Luft zugeführt wird, entstehen weder Infusorien noch Gährungsorganis-

men; also kann auch für die letzteren von einer Urzeugung nicht die Rede sein.

Bei der Beurtheilung der Frage der Urzeugung muss man wohl berücksichtigen, dass es Keime giebt, welche im trockenen Zustande eine Temperatur von 120, 140, ja 160° C. ertragen, ohne abzusterben und dass man Keime kennen gelernt hat, die trotz fehlendem Luftzutritt die Lebensfähigkeit beibehalten (Anaerobien), wie auch Keime existiren, die Jahre lang im total eingetrockneten oder gefrorenen Zustande aufbewahrt werden konnen, ohne ihre Lebensfähigkeit einzubüssen. Sobald derartige Keime in günstige Bedingungen kommen, lassen sie wieder die Erscheinungen des Lebens erkennen, entwickeln sich und pflanzen sich fort. Selbst höher organisirte Thiere (Gordius, Tardigrada, Anguillula, Rotatoria) ertragen das Eintrocknen und Erhitzen bis 170° und werden nach der Befeuchtung wieder lebendig (Anabiosis). Durch diese Thatsachen sind alle durch Beispiele resp. angebliche Beobachtungen begründeten Beweise für das Vorkommen einer Urzeugung widerlegt worden. Es existirt nicht eine einzige Beobachtung über eine wirklich vorgekommene Urzeugung. Die überwiegende Mehrzahl der Naturforscher steht deshalb auf dem Standpunkte Harvey's: Omne vivum ex vivo s. ex ovo. Nur eine verschwindend kleine Zahl von Naturforschern huldigt heutzutage noch der Lehre von der Urzeugung und glaubt, dass die niedersten, mit keiner Organisation ausgestatteten Bionten, die niedersten Protisten (Moneren), auf dem Wege der Abiogenesis entstehen können. Nebenbei sei bemerkt, dass die niedersten bekannten Lebewesen keineswegs organisationslos sind, wie dies angegeben wird; sie lassen alle eine sehr complicirte Structur ihres Leibes (Fädchen- und Körnerbildungen u. s. w.) erkennen. Nach dem heutigen Stande der Naturwissenschaft mussen wir sagen, dass auf unserer Erde keine Urzeugung vorkommt, dass sich vielmehr alle Lebewesen aus lebendigen Theilen der bereits vorhandenen Bionten entwickeln.

Soweit also unsere heutige Beobachtung reicht, ist nur die elterliche Zeugung als Productionsweg thierischer Organismen constatirt. Damit ist natürlich nicht bewiesen, dass eine Urzeugung überhaupt nicht vorkommen kann; das Gesetz, welches besagt, dass die Lebewesen nur auf dem Wege der elterlichen Zeugung entstehen können, hat nur den Werth eines Erfahrungsgesetzes, welches durch neue Erfahrungen eventuell umgestossen werden kann.

2. Die Fortpflanzung.

Die Vorgänge der Fortpflanzung bestehen darin, dass aus bereits vorhandenen Lebewesen neue entstehen. Da bei diesem Vorgange der Satz gilt: Gleiches entsteht aus Gleichem, resp. Gleiches zeugt Gleiches, so ergiebt sich daraus, dass die Nachkommen eines Individuums diesem mehr oder weniger gleich sein, d. h. dass sie derselben naturgeschichtlichen Species angehören müssen. Der Effect resp. der Zweck der

Fortpflanzung ist also die Erhaltung der Art. Die Vorgänge der Fortpflanzung sind nach der Organisation, Lebensweise etc. der Lebewesen sehr verschieden; die Fortpflanzung kann in Form der einfachen Theilung des Mutterthieres oder in Form der Knospung oder der Keimbildung oder in der Form der geschlechtlichen Fortpflanzung auftreten. Die Theilung, Knospung und die Entstehung aus unbefruchteten Keimen stellt man als ungeschlechtliche Zeugung der geschlechtlichen resp. doppelgeschlechtlichen Zeugung gegenüber.

Bei der ungeschlechtlichen Zeugung wird irgend ein Bestandtheil des Mutterthieres zu einem neuen Individuum. Es wird in der Regel kein specifisches Fortpflanzungsmaterial producirt. Wenn dies aber auch ausnahmsweise geschieht, dann ist jedoch zur Erreichung des Zweckes niemals der Hinzutritt eines zweiten, differenten Fortpflanzungsmateriales nothwendig, wie dies bei der geschlechtlichen Zeugung der Fall ist.

1. **Die Theilung**, d. h. die Spaltung eines Lebewesens in zwei oder mehrere gleichwerthige Stücke, ist die einfachste Form der Fortpflanzung; sie ist dem an den Zellen der höheren Thiere ablaufenden Theilungsvorgange identisch. Jede Theilung wird durch ein lebhafteres Wachsthum eingeleitet; sobald die Wachsthumsgrenze erreicht ist, erfolgt die Spaltung in zwei oder mehrere neue Lebewesen. Bei den Theilungen kommt auch die sogenannte endogene Bildung neuer Lebewesen vor (s. Zellenlehre), eine Vermehrungsart, die vielleicht schon zur Keimbildung gerechnet werden kann.

Die Vermehrung durch Theilung wird bei einzelligen Thieren und Pflanzen (Protisten), bei Anthozoen, bei einer Quallenart und bei einigen Echinodermen beobachtet.

An dieser Stelle dürfte auch auf die Vorgänge der Regeneration resp. Reproduction und auf die der künstlichen Theilungen und Vereinigungen hinzuweisen sein. Das Reproductionsvermögen ist um so grösser, je niedriger die Thiere in der Thierreihe stehen; mithin ist es bei den Säugethieren am schwächsten. Bei den Amphibien und Reptilien kann die Reproduction ganzer Körpertheile beobachtet werden. Noch bedeutender ist das Reproductionsvermögen gewisser wirbelloser Thiere; so beobachtet man z. B. bei Arthropoden die Reproduction ganzer Gliedmassen. Am lebhaftesten sind aber die Reproductionen bei Würmern, Polypen (z. B. Hydra viridis) und einigen Echinodermen. Wenn man z. B. die Planarien in verschiedenen Richtungen durchschneidet, dann entwickelt sich aus jedem Stück wieder ein neues Thier. Schneidet man einen Seestern in 2 Stücke, dann entstehen 2 neue Seesterne; ja aus einem einzigen abgeschnittenem Arm (incl. des zum Arm gehörigen Theiles der Scheibe) entwickelt sich ebenfalls ein neuer Seestern. Abgeschnittene Theile kann man auch an andere Thiere ansetzen, um Verwachsungen zu erzielen.

2. **Die Knospung und Sprossung**, die Abspaltung eines Theiles vom Elterthiere. Die Knospenbildung besteht darin, dass sich an dem elterlichen Organismus eine Hervorragung, Knospe, bildet, welche die Anlage eines neuen Individuums darstellt. Die Knospe entwickelt sich bis zu einem gewissen Grade oder bis zur vollen Ausbildung an dem

mütterlichen Stamme, um sich dann entweder von diesem zu trennen, oder mit ihm vereinigt zu bleiben. Im letzteren Falle entsteht ein Thierstock, eine Thiercolonie, deren Einzelwesen oft Arbeitstheilung eingehen. Die Thierstockbildung sehen wir bei vielen Polypen, Corallenthieren (Anthozoen), Würmern (Bandwürmern) u. s. w.

Die Knospe kann einzellig oder mehrzellig sein. Löst sich dieselbe sehr frühzeitig, ohne sich weiter entwickelt zu haben, ab und entwickelt sie sich dann selbstständig, dann stellt sie einen Keimkörper, eine Spore dar (Sporogonie); diese setzen sich fest oder bleiben in Bewegung und entwickeln sich dann zu einem dem Mutterthiere ähnlichen Individuum. Die Keime (Knospen) können auch im Innern der Mütter entstehen; sie entwickeln sich dann an Ort und Stelle und werden erst frei, nachdem das Mutterindividuum abgestorben ist, oder sie werden sofort frei und entwickeln sich im Freien.

Die Knospenbildung wird bei vielen Protozoen, Cölenteraten, Würmern u. s. w. beobachtet; die Protozoen bilden einzellige, die Metazoen mehrzellige Knospen.

Es muss übrigens bemerkt werden, dass bei derselben Thierart neben der Vermehrung durch Knospung auch noch andere Vermehrungsarten, z. B. durch Theilung oder durch geschlechtliche Fortpflanzung vorkommen können.

3. **Die Conjugation.** Bei dieser Art der Fortpflanzung verschmelzen 2 Individuen derselben Thierart mit einander und bilden ein neues Lebewesen, welches dann Vermehrungsvorgange eingeht, indem es sich z. B. in eine ganze Anzahl kleiner Lebewesen spaltet, die sich allmählich zu Individuen ausbilden, die den Elterthieren gleich sind. Bezeichnend für diese Art der Fortpflanzung ist die relative Gleichheit der verschmelzenden Elterthiere; keines derselben charakterisirt sich etwa als entschieden männlich oder weiblich.

Conjugationsvorgänge trifft man an: bei gewissen Amöben, Rhizopoden, Infusorien, Bacillariaceen, Gregarinen, Flagellaten (Pflanzen?).

Man spricht wohl auch von einer Fortpflanzung durch Verjüngung. Hierbei beobachtet man, dass sich in einem einzelligen, von einer Kapsel resp. Membran eingeschlossenen Thiere ein Theil des Leibes (und zwar des Entoblast) abballt, den Mutterleib (resp. dessen Hülle, Membran und Ectoblast) verlässt und als freies Individuum Vermehrungsvorgängen verfällt.

4. **Die Vermehrung durch Keimkörper resp. Keimzellen und durch Eier.** Sie besteht darin, dass ein ausgebildetes Individuum ein in der Regel einzelliges Gebilde (Keimkörper, Ei) abgiebt, welches sich allein, oder nach vorheriger Verschmelzung mit einem anderen Keimkörper zu einem dem mütterlichen Thiere gleichen, resp. ähnlichen Individuum ausbildet. Ist die Verschmelzung zweier Keimkorper mit einander die Bedingung der weiteren Entwicklung, dann spricht man von geschlechtlicher Fortpflanzung; im anderen Falle handelt es sich noch um ungeschlechtliche Fortpflanzung und zwar um eine solche aus Keimkörpern, um die sogenannte jungfräuliche Zeugung, Parthenogenesis.

Die Keime sind eigenthümliche Gebilde von besonderer baulicher und chemischer Beschaffenheit, die nur eine Bestimmung, nämlich die

Bildung eines neuen Organismus haben; eine andere Function im individuellen Haushalte kommt ihnen nicht zu.

α) **Die geschlechtliche Fortpflanzung** (Fortpflanzung durch befruchtete Eier, Gynäkogenesis). Bei der geschlechtlichen Fortpflanzung entwickelt sich das Junge nicht aus einer, sondern aus zwei verschiedenen Keimzellen, die zur Einleitung der Entwicklung mit einander verschmelzen.

Der Vorgang erinnert an die Conjugation, unterscheidet sich von dieser aber dadurch, dass die beiden miteinander verschmelzenden Protoplasmakörper von einander derart verschieden sind, dass der eine deutlich als männlicher, der andere als weiblicher Keim characterisirt ist. Die beiden Keime stammen aus verschiedenen Quellen, d. h. sie werden aus verschiedenen Zellarten producirt. Die Stellen resp. Theile der Elterthiere, welche die Keimzellen produciren, heissen die Keimdrüsen, resp. Keimorte, während die Keime selbst Geschlechtsproducte genannt werden. Die männlichen Keimdrüsen werden auch Hoden, die weiblichen Eierstöcke genannt. Bei einigen niederen Thieren sind keine wirklichen keimbereitenden Organe vorhanden; trotzdem werden aber die Keime an ganz bestimmten Stellen des Entoblasts gebildet. Die Keimdrüsen stellen bei den höheren Thieren nur einen Theil des ganzen Geschlechtsapparates dar und zählen bei ihnen zu den sogenannten Geschlechtsorganen. Der männliche Keim ist der sogenannte Samenkörper (Samenfaden, Spermatozoe), der weibliche die Eizelle, das Ei. Die Keimkörper sind stets einfache Zellen, nur ausnahmsweise besteht ein Körper aus mehreren Zellen (das Ei der Trematoden), aber auch dann scheint nur eine der Zellen die wirkliche Entwicklungs- resp. Bildungszelle zu sein.

Die beiden Keime sind einander insofern nicht gleichwerthig, als nur der eine, nämlich der weibliche Keim, das Ei, sich zu einem neuen Organismus ausbilden kann. Der männliche Keim, das Spermatozoon, besitzt diese Fähigkeit nicht: dagegen aber vermag auch das Ei in der Regel sich nicht ohne Weiteres auszubilden; die Energie der Ausbildung wird ihm in der Regel nur durch den Samen verliehen. Aber auch in den Fällen, in welchen das Ei sich allein ausbildet, handelt es sich nicht um eine gewöhnliche ungeschlechtliche Fortpflanzung, wie wir dieselbe unter den Formen der Theilung und Knospung kennen gelernt haben. Es ist eine ganz besondere Fortpflanzungsart, die mit der geschlechtlichen Fortpflanzung grössere Aehnlichkeit hat als mit der ungeschlechtlichen (s. unten).

Beide Keime, der männliche und der weibliche, werden bei vielen niederen Thieren in demselben Individuum, welches sowohl männliche als weibliche Geschlechtsorgane besitzt, producirt. Derartige Thiere nennt man Zwitter, Hermaphroditen. Der Hermaphroditismus kommt bei vielen Würmern und Mollusken, bei gewissen Arthropoden, aber auch bei einzelnen Fischen und einigen Batrachiern vor. Bei allen Wirbelthieren (mit Ausnahmen einiger Fisch- und Batrachierspecies), bei

vielen Arthropoden und Mollusken, bei gewissen Würmern und Echinodermen sind die Geschlechter derart getrennt, dass ein Thier nur männliche, ein anderes nur weibliche Keime bilden kann. Danach unterscheidet man männliche und weibliche Thiere. Man nennt dies den **Dualismus der Geschlechter**.

Der pathologisch als Missbildung auftretende Hermaphroditismus der Säugethiere ist niemals ein so vollständiger, dass beide Geschlechtsapparate vollständig ausgebildet seien und dass beiderlei Keimdrüsen Keime lieferten, dass also in demselben Thiere Samen und Eier entstanden. Ein vollständiger Hermaphroditismus kommt bei ihnen niemals vor.

Das einzig Characteristische für die Geschlechter liegt in den Geschlechtsproducten. Die Bildung von Eiern characterisirt das weibliche, die Bildung von Samen das mannliche Geschlecht; alle andern sogenannten Geschlechtsmerkmale, selbst das Characteristische im Bau der Keimdrüsen, kann fehlen. Bei vielen Thieren besteht allerdings ein Dimorphismus der Geschlechter, indem gewisse äusserliche, sogenannte secundäre Merkmale (nicht nur die sogenannten äusseren Geschlechtsorgane) die Geschlechter characterisiren. — Alle Geschlechtsverschiedenheiten sind aber nur Modificationen identischer, beiden Geschlechtern gemeinsamer Grundbildungen. Dies lehrt uns am Besten die Genesis der Geschlechtsorgane während der embryonalen und fötalen Lebensperiode und die vergleichende Anatomie dieser Organe, resp. die phylogenetische Entwicklung derselben.

Bei denjenigen Thieren, bei denen der Dualismus der Geschlechter besteht, bilden je zwei Thiere, ein männliches und ein weibliches, eine physiologische Einheit für das Leben der Gattung. Zwischen beiden besteht eine derartige Arbeitstheilung in Bezug auf das Zeugungsgeschäft, dass jedes Geschlecht ganz bestimmte Zeugungsverrichtungen übernommen hat und dass nur beim Zusammenwirken beider Thiere ein neues Individuum, ein Nachkomme, gebildet werden kann.

Das Geschlechtsleben der Thiere hat engere Grenzen als ihr Leben überhaupt; es beginnt erst langere Zeit nach der Geburt und hört häufig längere Zeit vor dem Tode auf. Es giebt allerdings auch Thiere, die sofort nach vollzogenem Fortpflanzungsgeschäfte sterben. Beim Menschen und bei den Haussäugethieren beginnt das Geschlechtsleben in einem bestimmten Lebensjahre (Eintritt der Geschlechtsreife, Pubertät) und hört bei weiblichen Individuen in einem bestimmten Jahre auf, während bei männlichen Individuen die Samenproduction bis in's höchste Alter sich erhalten kann

Bei den **weiblichen Thieren** sind schon bei der Geburt vollkommen entwickelte Follikel mit ausgebildeten Eiern in den Eierstöcken vorhanden. Auf dieser Stufe der Ausbildung bleiben aber die Keimdrüsen stehen, die Eier reifen nicht und bleiben in den Follikeln, dem Samen absolut unzugänglich, liegen. Auch die anderen Geschlechtsorgane bleiben unentwickelt. Erst in der betreffenden Lebensperiode, in der Pubertätszeit, tritt plötzlich die volle Ausbildung aller Ge-

schlechtsorgane und die Reifung und die Lösung der reifen Eier ein u. s. w.; das Geschlechtsleben ist erwacht. Nach einer Reihe von Jahren erlischt es wieder, weil der Organismus nicht mehr im Stande ist, das Zeugungsmaterial zu liefern; er kann sich diese Luxusausgabe jetzt ebensowenig gestatten, wie dies in der Wachsthumsperiode möglich war. Während der Jugend sind die anderweiten Ausgaben (für Wachsthum) so gross und im hohen Alter sind die Einnahmen so gering und ist die bildende Thätigkeit so schwach, dass in beiden Fällen kein Material und keine Kraft für die Erzeugung der Geschlechtsproducte übrig bleibt.

Auch beim männlichen Thiere ist das Keimepithel im Hoden zur Zeit der Geburt bereits vorhanden; während der Hauptwachsthumsperiode bleibt dasselbe aber unthätig, es bildet keinen Samen; erst nachdem das Wachsthum und die sonstige Ausbildung im Wesentlichsten beendet ist, beginnt die Samenbildung und die sonstige Ausbildung der männlichen Geschlechtsorgane. Die Samenbildung ist beim Menschen und bei den Hausthieren eine stetige und nicht eine periodische, wie die Eibildung bei den Weibchen; bei den wilden Thieren dagegen findet auch die Samenbildung periodisch statt. Da sie im Verhältnisse zu der Production des Geschlechtsmateriales bei den weiblichen Säugethieren eine nur geringe Ausgabe darstellt, so hält sie oft bis ins höchste Alter an.

Befruchtung. Die Vereinigung eines männlichen mit einem weiblichen Keime stellt den Vorgang der Befruchtung dar. Dieselbe besteht in der Regel darin, dass der Kopf eines Spermatozoons mit dem Kern einer Eizelle zur Bildung eines neuen Kernes, des sogenannten Furchungskernes, verschmilzt. Danach hat man den Begriff »Befruchtung« als eine Kernverschmelzung (Verschmelzung des Spermatozoons mit dem Eikern) definiren wollen. Leider ist aber noch nicht in allen Fällen die Befruchtung thatsächlich als Kernverschmelzung nachgewiesen worden. Deshalb muss man vorläufig den physiologischen Vorgang der Befruchtung noch als eine durch äussere Kräfte zu Stande kommende Zellverschmelzung definiren. Nach der Befruchtung ändert sich der neue Keimkörper derart, dass weitere Geschlechtsproducte (Spermatozoen) nicht mehr in ihn eindringen können.

Die Verschmelzung der Keime kann in verschiedener Weise, durch Eindringen des einen Keimes in den andern (wobei Kern mit Kern und Leib mit Leib verschmilzt), durch directes Aneinanderlegen beider Keime, durch Osmose der Keimsubstanzen durch eine trennende Membran hindurch u. s. w. erfolgen. Zuweilen geht nicht die ganze Samenzelle, sondern nur ein Theil derselben in die Befruchtung ein. Das einzig Characteristische bei der Befruchtung ist also die Verschmelzung zweier verschiedener, Zellbestandtheile darstellender Protoplasmen (Complexe organischer Substanzen) miteinander.

Die Befruchtung wirkt belebend auf die Eizelle ein; sie verleiht derselben neue Kräfte, giebt ihr die Fähigkeit, ein neues, lebenskräftiges und zwar ein den Eltern ähnliches Individuum zu schaffen, damit die

Erhaltung der Species gesichert ist und damit das Aussterben der Arten und das Entstehen zu grosser Variationen verhütet wird.

Der Samenfaden allein kann sich nicht vermehren und nicht zu einem neuen Individuum ausbilden; ebensowenig vermögen dies in der Regel die Eier allein; diese können nur einen ganz unvollkommenen Vermehrungsvorgang eingehen. Die Keime allein sind dem baldigen Tode verfallen; nur die Befruchtung schützt sie und ihre Producte vor dem Untergange und schafft die Möglichkeit der Entwicklung, die Möglichkeit der Entstehung eines neuen Lebewesens; dies trifft auch bei der Parthenogenese zu; eine dauernde, rein parthenogenetische Entwicklung ist unmöglich. Die Bienenkönigin, welche Eier producirt, die sich ohne Befruchtung entwickeln können, ist selbst ein Product der Befruchtung. Niemals entwickelt sich aus einem unbefruchteten Ei eine Bienenkönigin.

Die Befruchtung kann sowohl innerhalb als ausserhalb des weiblichen Thieres erfolgen. Deshalb spricht man von innerer und äusserer Befruchtung. Im ersteren Falle muss der Befruchtung die Begattung vorausgehen.

Die Befruchtung dirigirt die Entwicklung und zwar in dem Sinne, dass diese nach den Gesetzen der Vererbung und zwar der Vererbung der Eigenschaften beider Elterthiere ablaufen muss. Die Entwicklung findet entweder innerhalb oder ausserhalb der Mutterthiere statt; danach unterscheidet man eine intra- und eine extrauterine Entwicklung.

Bei der Befruchtung handelt es sich in der Regel, und zwar auch bei Hermaphroditen, um die Verschmelzung von Keimzellen, die von verschiedenen Thieren stammen. Nur ganz selten wird bei Hermaphroditen der Vorgang der Selbstbefruchtung beobachtet. In diesem Falle genügt ein einziges Thier zur Erzeugung neuer Individuen; damit gewinnt die Selbstbefruchtung eine gewisse Aehnlichkeit mit der Parthenogenese. Gewöhnlich sind aber zwei Individuen, ein männliches und ein weibliches, zur Erzeugung von Nachkommen nothwendig.

Beispiele von Selbstbefruchtung liefern Ascaris nigrovenosa, Mesostomum Ehrenbergii, Gyrodactylus elegans und manche Pflanzen.

An die Selbstbefruchtung schliesst sich die Incestzucht und die Inzucht an, Zuchtmethoden, die neben Vortheilen viele Nachtheile haben (Schwächung der constitutionellen, der Entwicklungs- und der sexuellen Kraft). Am nachtheiligsten wirkt die Inzucht auf das Schwein, dann folgen Schaf und Pferd und zuletzt das Rind. Die Natur hat viele Einrichtungen getroffen zur Verhütung der Inzucht und der Selbstbefruchtung und zur Beförderung der Kreuzung.

Die Kreuzung erstreckt sich in der Regel aber nur auf Thiere derselben, sehr selten auf solche verschiedener Arten, niemals auf Thiere verschiedener Gattungen.

Für die Befruchtung bildet sowohl die zu grosse Aehnlichkeit als die zu grosse Verschiedenheit der Geschlechtsproducte ein Hinderniss. Der männliche Samen kann nur befruchtend auf solche Eizellen wirken, die von Thieren desselben Genus stammen. In der Regel müssen die Keime auch von derselben Thierspecies sein, wenn eine erfolgreiche

Begattung, resp. Befruchtung eintreten soll. Von letzterer Regel giebt es aber eine Anzahl Ausnahmen, es kommen öfter Befruchtungen verwandter Arten, sogenannte **Bastardbildungen**, vor.

Man hat Bastardbildungen beobachtet zwischen:

Kameel und Dromedar und Lamaarten,
Rind und Yak,
Rind und Zebu,
Pferd und Esel,
Pferd und Zebra,
Hund und Wolf,
Hund und Fuchs,
Hund und Schakal,
Ziege und Steinbock,
Löwe und Tiger,
Hase und Kaninchen,
Gans und Schwan,
Büffel und Rind.

Eine Bastardirung zwischen Schaf und Ziege ist nicht beobachtet worden.

Die Bastarde stellen ein Mittelding zwischen den elterlichen Thieren dar, zeigen dabei aber grosse Constanz in der Form. Sie sind in der Jugend zart und bilden sich langsam aus, haben aber als ausgebildete Thiere oft ausgezeichnete Eigenschaften. Allerdings scheint die sexuelle Kraft, wenigstens bei den männlichen Bastarden, nur eine geringe zu sein. Immerhin können sich auch Bastarde untereinander fruchtbar begatten. Die frühere Anschauung, dass alle männlichen Bastarde an Azoospermie litten und deshalb unfruchtbar seien, ist durchaus unrichtig. Die Ursachen der Seltenheit der Bastardirungen dürften in sehr verschiedenen Umständen zu suchen sein, z. B. in einem unpassenden Bau der Genitalien, in unpassenden Brunstzeiten, in Unlust der Thiere verschiedener Arten, sich miteinander zu paaren, vor Allem aber in den chemischen und morphologischen Verschiedenheiten zwischen Ei und Samen.

β) **Die Parthenogenese**, Zeugung durch jungfräuliche Bionten. Die unbefruchteten Eier hielt man früher für unfähig, den Vermehrungs- resp. Entwicklungsvorgang einzugehen. Das Wesen der Sexualität sollte ausnahmslos darin beruhen, dass die Eltern zweierlei Zellen zeugten, die einzeln für sich nicht entwicklungsfähig seien; nur durch ihre Vereinigung sollte eine entwicklungsfähige Zelle entstehen können. Heutzutage weiss man, dass die Eizellen vieler Thiere die Anfänge der Entwicklung (einen Theil der Furchung) durchmachen, auch ohne befruchtet zu sein. Eine weitere Entwicklung tritt aber in der Regel nicht ein; das Ei stirbt vielmehr, nachdem es einige Theilungsvorgänge durchgemacht hat, ab. Bei einigen Thierarten aber vermögen sich auch unbefruchtete Eier zu vollkommen ausgebildeten, lebensfähigen Individuen zu entwickeln (v. Siebold, Dzierzon, Leuckart, v. Berlepsch, A. Braun u. s. w.). Diesen Vorgang nennt man die Jungfernzeugung, die Parthenogenesis (Owen). Bei keiner Thierart stellt sie den einzigen

Modus der Fortpflanzung dar; neben ihr geht stets die echte geschlechtliche Zeugung mit Befruchtung einher. Aus den unbefruchteten Eiern entwickeln sich stets nur Individuen eines und desselben Geschlechtes, also entweder nur männliche oder nur weibliche Thiere.

Die Parthenogenese ist beobachtet worden bei den Bienen, bei einigen Wespen, Blattwespen, verschiedenen Schmetterlingsarten, niederen Krebsen und Räderthieren. Zuerst beobachtet wurde der Vorgang bei den Bienen, bei denen aus den nicht befruchteten Eiern nur männliche (Drohnen), aus den befruchteten nur weibliche Bienen entstehen.

In einem Bienenstocke findet man drei Arten von Individuen: 1. Männchen (Drohnen); 2. zeugungsunfähige Weibchen (Arbeiter); 3. ein zeugungsfähiges Weibchen, die Königin. Diese besitzt an ihrem Geschlechtsapparat eine besondere Tasche zur Aufbewahrung des Samens, das Receptaculum seminis. In diese Tasche gelangt bei der Begattung der Samen, wird dort aufbewahrt und beliebig zur Befruchtung der bei der Tasche vorbeipassirenden Eier verwendet. Der Samen kann mehrere Jahre in dieser Tasche lebendig, d. h. befruchtungsfähig bleiben. Wird die Königin an der Begattung gehindert, dann zeugt sie nur Drohnen. Lässt man sie aber die Hochzeitsausflüge machen, dann wird sie von einem Männchen begattet, dessen Samen in das Receptaculum seminis eintritt; jetzt zeugt sie sowohl männliche als weibliche Bienen. Diejenigen Eier, welche vom Samentäschchen aus befruchtet werden, entwickeln sich zu weiblichen Bienen, während aus den unbefruchteten nur männliche entstehen. Ob sich aus den befruchteten Eiern Königinnen oder Arbeiterinnen entwickeln, hängt von der Grösse der Zellen ab, in denen sie zur Ausbildung gelangen, und von der Pflege und Ernährung der Larven. In den Drohnenzellen, resp. an und auf den in ihnen liegenden Eiern hat man niemals einen Samenfaden gefunden.

Paaren sich Bienen verschiedener Arten (resp. Rassen), z. B. italienische Goldbienen mit einheimischen Bienen, miteinander, dann zeigen nur die weiblichen einen Theil der Charactere der männlichen Biene, sind also ein Product der gemischten Vererbung, während die männlichen nur der Mutter gleichen.

Die Parthenogenese stellt eine Art Generationswechsel dar; geschlechtliche und ungeschlechtliche Fortpflanzungen bestehen nebeneinander und wechseln ab. Die ungeschlechtlich erzeugten Bienenmännchen begatten die Weibchen (Königinnen) und kehren also zur geschlechtlichen Zeugung zurück. Man könnte die Parthenogenese auch zur Klasse der ungeschlechtlichen Zeugung rechnen; sie unterscheidet sich aber doch wesentlich von den anderen geschilderten Arten dieser Zeugung; die Fortpflanzung findet bei der Parthenogenese durch dieselben vollkommen entwickelten Weibchen statt, welche auch die geschlechtliche Vermehrung besorgen, und aus denselben Eiern, die auch dann, wenn sie befruchtet werden, neue Individuen bilden.

Die Parthenogenese ist zur Erhaltung der Gattung dauernd nicht ausreichend; neben ihr muss die Entwicklung befruchteter Eier bestehen; sonst erlischt die betreffende Thiergattung. Dies beweist die Wichtigkeit des Samens und die Wichtigkeit der Functionen der männlichen Geschlechtsorgane.

4. **Die Metamorphose.** Bei der geschlechtlichen Fortpflanzung der höheren Thiere entwickelt sich im Mutterleibe oder innerhalb der Eischale gewöhnlich ein neues Individuum, welches jedoch erst dann selbstständig, resp. aus dem Ei oder dem Mutterleibe geboren wird, wenn es die Merkmale der Species der Mutter an sich trägt, d. h. wenn es dieser in den Artmerkmalen gleich ist. Bei gewissen niederen Thieren werden aber Junge gebildet, die dem Mutterthiere durchaus unähnlich und trotzdem selbstständig sind. In der Regel treten die Jungen dann in einer Reihe äusserlich verschiedener Gestaltungen, als Larven, Puppen u. s. w. hintereinander auf. Am Ende der Reihe bildet sich wieder ein Thier aus, welches dem Elterthiere gleich und mit Geschlechtsorganen ausgestattet ist. Diesen ganzen Vorgang nennt man die Metamorphose.

Beispiele: Aus den Schmetterlingseiern entsteht die Raupe, aus dieser eine Puppe, aus dieser der Schmetterling. Aus den Froscheiern entsteht die geschwänzte, herbivore Froschlarve, aus dieser der schwanzlose, carnivore Frosch u. s. w.

Der Vorgang der Metamorphose erklärt sich ungezwungen wie folgt. Die Eier aller Thiere bestehen aus 2 Arten von Leibessubstanz, aus dem Bildungs- und dem Nahrungsdotter. Der Bildungsdotter allein besitzt die Fähigkeit der Vermehrung, der Bildung eines neuen Wesens; der Nahrungsdotter dient diesem nur als Kraft- und Nährmaterial. Der Nahrungsdotter ist bei manchen Thieren in verschwindend geringer Menge vorhanden und mit dem Bildungsdotter gleichmässig gemengt (holoblastische Eier); bei anderen ist er in etwas grösserer Menge zugegen und an einem Pole des Eies angehäuft; wieder bei anderen Thieren ist er in sehr grosser Menge und zwar gesondert neben dem Bildungsdotter vorhanden (meroblastische Eier). Letzteres ist z. B. bei den Vögeln und den Reptilien der Fall, bei denen neben dem Eidotter auch noch eine grosse Menge sogenanntes Eiweiss zur Verwendung bei der Bildung des Jungen vorhanden ist. Im letzteren Falle ist die Menge des in der Eihülle enthaltenen Nährmateriales eine so bedeutende, dass das Junge in der Eihülle so vollständig ausgebildet werden kann, dass aus dem Ei ein Junges geboren wird, welches mit den Merkmalen der Species der Elterthiere ausgerüstet ist.

Wenn weniger Nahrungsdotter vorhanden ist, als die Ausbildung des Jungen (des Fötus) erfordert, dann muss das Junge seine Nahrung von aussen beziehen. Dies erfolgt entweder in der Weise, dass der Fötus im Mutterleibe verbleibt und seine Nahrung so lange von der Mutter erhält, bis die Entwicklung vollendet ist, oder in der Weise, dass der Embryo in einer lebensfähigen, wenig ausgebildeten Form in die Aussenwelt gelangt und sich seine Nahrung selbst sucht. Diesen selbstständigen Fötus nennt man eine Larve. Diese bildet sich nun entweder direct oder durch mehrere Stufen hindurch zum geschlechtsreifen Thiere aus. Häufig ist ein Ruhestadium in die Entwicklung eingeschoben (das Puppenstadium). Die Larven besitzen keine Geschlechts-

organe, sind also unfähig, sich geschlechtlich fortzupflanzen. Bei den Thieren, die sich nur auf dem Wege der Metamorphose und nicht auf dem des Generationswechsels entwickeln, sind die Zwischenformen überhaupt nicht fortpflanzungsfähig; sie können sich also auch nicht ungeschlechtlich vermehren. Die Metamorphose wird besonders bei Insekten und Amphibien, aber auch bei Würmern und den Neunaugen beobachtet.

5. Der **Generationswechsel**, Metagenese, Generatio alternans. Er unterscheidet sich von der Metamorphose dadurch, dass sich die Larven als sogenannte Ammen auf ungeschlechtlichem Wege fortpflanzen. Der Generationswechsel kann aber auch bei solchen Thieren vorkommen, bei denen keine erhebliche Metamorphose besteht. Das Wesen der Metagenese besteht in Folgendem: Aus befruchteten Eiern entwickelt sich eine Generation von Individuen, welche den Eltern ziemlich gleich oder sehr abweichend organisirt sind, aber keine Geschlechtsorgane besitzen. Die Individuen dieser Generation pflanzen sich auf ungeschlechtlichem Wege (mit oder ohne Keimapparate) fort und erzeugen eine dritte Generation aus Individuen, die entweder denen der ersten Generation gleich und geschlechtlich differenzirt sind oder die, gleich oder verschieden von denen der zweiten Generation, abermals auf ungeschlechtlichem Wege eine neue Generation erzeugen u. s. w. Die Endstufe der Entwickelung resp. das Endglied der Entwicklungskette bildet stets eine Generation geschlechtsreifer Individuen; das Endglied bildet gleichzeitig das Anfangsglied einer neuen Entwicklungskette.

Beim Generationswechsel hat man wohl die Heterogonie, die Pädogenesis und die Trophogenesis unterschieden. Diese Eintheilung richtet sich danach, ob die Larven einer weiteren Entwicklung fähig sind oder nicht, ob die Larven Individuen erzeugen, die ihnen gleichartig sind und die Entwicklung weiter führen, oder ob sie heterogene Individuen erzeugen, d. h. solche, die ihnen ungleich, eventuell höher entwickelt sind.

Man kennt auch solche Arten der Metagenese, bei denen die von den Eltern erzeugten Zwischenformen Geschlechtsorgane besitzen, also doppelgeschlechtlich sind, sich aber auf ungeschlechtlichem Wege vermehren (Axolotl, Alpensalamander). Den Generationswechsel beobachtet man bei Cölenteraten, Echinodermen, Würmern, Insekten und bei wenigen Wirbelthieren.

Beispiele. 1. Bei den Aphiden sind die Ammen den geschlechtsreifen Thieren sehr ähnlich gebaut; sogar die Brutorgane, welche die neue Generation bilden, sind den Eierstöcken der geschlechtsreifen Thiere nicht unähnlich.

2. Bei den Cecidomyien und Gallmücken erzeugen die Larven, anstatt die gewöhnlichen Metamorphosen der Insekten bis zum Auskriechen des geschlechtsreifen Thieres aus der Puppe zu durchlaufen, zunächst in ihrem Innern (und zwar aus Keimorganen, resp. Keimzellen) auf ungeschlechtlichem Wege eine neue gleiche Generation; die Individuen dieser vermehren sich nochmals in derselben Weise; eventuell folgt nochmals eine gleiche Vermehrung, bis schliesslich die letzte Larvengeneration sich verpuppt. Aus den Puppen schlüpfen dann die fertigen Imagines aus.

3. Aus den Eiern der Qualle Aurelia aurita entsteht ein frei umherschwimmender,

bewimperter Embryo. Diese Larve wird birnförmig und setzt sich fest; dann beginnt sie, zunächst eine Vasenform annehmend, in die Länge zu wachsen, um sich dann der Quere nach in eine Menge einzelner Abschnitte zu theilen; die Abschnitte bilden sich weiter aus, werden schliesslich frei und wachsen zur geschlechtsreifen Mutterform aus.

4. Aus den befruchteten Eiern der Glieder eines Bandwurms entsteht ein Embryo, der sich in einem anderen Wirthe zu einem sogenannten Blasenwurm ausbildet. Dieser treibt unter Umständen Knospen (Cönurus, Echinococcus). Gelangt der Blasenwurm mit seinen Knospen in einen passenden Wirth, dann bildet jede dieser Knospen (Scolex) neue Knospen, die zu geschlechtsreifen Bandwurmgliedern werden. Bei den Bandwürmern und den Trematoden sind mehrere auseinandergehende, geschlechtslose Generationen (Larven, Ammen) von verschiedener Organisation, Lebensweise und Wohnort zwischen je zwei geschlechtliche Generationen eingeschoben.

Diese Verhältnisse finden in den Lehrbüchern der Zoologie eine eingehende Darlegung und sind deshalb hier nur andeutungsweise erwähnt worden.

Die Fruchtbarkeit. Dieselbe ist je nach der Thierart ausserordentlich verschieden. Man kann sie aber nicht nach der Zahl der Keime schätzen, welche von dem mütterlichen Organismus producirt wird. Die Zahl der entwicklungsfähigen Keime ist meist eine sehr grosse; von ihnen gelangt aber immer nur eine kleine Anzahl zur wirklichen Entwicklung. Nur die Zahl der zur vollen Ausbildung gelangten Keime giebt uns den Maassstab für die Grösse der Fruchtbarkeit der Thierarten. Erwähnt zu werden verdient, dass die Zahl der von einem Thiere (resp. einem Thierpaare) erzeugten Jungen im Durchschnitte stets die Zahl der Elternthiere übersteigt. Das menschliche Weib z. B. producirt in seinem Ovarium hunderte von Keimen, von diesen gelangen im Durchschnitte 4—6 zur Befruchtung und Entwicklung.

Nur wenige Angaben über die Fruchtbarkeit der einzelnen Thierarten sollen im Nachstehenden nach Leuckart gemacht werden:

der Mensch	producirt	jährlich	1	mal	1	Junges.	
» Elefant	»	in 3—4 Jahren			1	»	
das Kameel	»	»	2	»	1	»	
» Pferd		jährlich	1	mal	1	»	
Kuh und Hirsch	»	»	1		1	»	
Schaf und Ziege	»	»	1—2	»	1—2	»	(selten 3)
Katze	»	»	2	»	3—6	»	
Hündin	»	»	2	»	4—10	»	
Schwein	»	»	2	»	6—12	»	
Häsin	»	»	2—3		2—5	»	
Kaninchen	»	»	5—8		4—7		
Maus		»	4—6	»	4—10	»	

Als Regel kann gelten, dass ein Thier um so weniger producirt, je grösser es ist. Zum Ausgleiche dieser geringeren Fruchtbarkeit ist aber die Lebensdauer der grossen Thiere eine bedeutendere als die der kleinen.

Weiterhin kann als Regel gelten, dass die zahmen Thiere bedeutend fruchtbarer sind als die wilden:

die zahme Katze	bringt jährlich	2	mal 3— 6	Junge (also 6—12
» wilde »	»	1	» 4— 6	» [Junge).
der zahme Hund		2	4— 9	
» Wolf	» »	1	4— 6	
das zahme Schwein		2	6—12	
» wilde »	»	1	» 4— 6	
» zahme Kaninchen	» »	5—8	4— 7	
» wilde »		2—3	2— 5	

Diese für Säugethiere aufgestellten Regeln gelten theilweise auch für andere Wirbelthiere:

Das Haushuhn legt 100—200, das Rebhuhn 15—20, die Haustaube 12—16, die Holztaube 4—6, die zahme Ente 40—50, die wilde 10—16 Eier. — Der Condor producirt jährlich 2, der Baumläufer 6—10, das Krokodil 40—70, der Frosch 2500 bis 3800, die Barbe jährlich 7000, der Hausen 3 000 000 Eier. Die Gartenschnecke liefert jährlich 30—70, die Auster 1 000 000, der Seidenschmetterling 300—400, die Biene 10 000, Carcinus mänas 3 000 000 Eier. Die Blattlaus producirt in 8 Tagen 70—90 Junge.

Die Fruchtbarkeit ist auch individuell verschieden. Manche Stuten bringen jedes Jahr, andere nur alle 2 Jahre 1 Junges. Zwillinge sind selten; auf 250 Geburten kommt 1 Zwillingsgeburt; bei Kühen kommt schon auf 25 Geburten 1 Zwillingsgeburt; zuweilen kommen 3, 4, 5, selbst 7 Kälber zur Welt; in diesem Falle tritt aber in der Regel keine volle Ausbildung der Jungen ein; es erfolgt vielmehr Abortus. Beim Schafe sind Zwillinge häufig; die Zahl der Jungen steigt sogar zuweilen auf 4—6. Bei Schweinen hat man beobachtet, dass einzelne Thiere so fruchtbar waren, dass sie regelmässig 14—15 Junge zur Welt brachten.

Die Menge des von einer Mutter jährlich producirten Fortpflanzungsmateriales stellt eine Ausgabe des thierischen Organismus dar, welche dem eigenen Bestande nichts nützt. Das Thier muss deshalb bedeutend mehr an Nähr- und Bildungsmaterial aufnehmen, als der eigene Haushalt erfordert, wenn nicht die Existenz des Mutterthieres beeinträchtigt und bedroht werden soll.

Leuckart hat die Menge des jährlichen Zeugungsmateriales vieler Thiere und damit auch die nothwendige Menge des die Erhaltungseinnahme übersteigenden Einnahmequantums berechnet. Danach beträgt beispielsweise die Zeugungsausgabe beim menschlichen Weibe $^1/_{14}$, beim Schweine $^1/_2$, bei der Maus das 3fache, beim Huhn das 5fache und bei der Bienenkönigin das 110fache des eigenen Körpergewichtes.

Es muss als Regel gelten, dass der Ueberschuss für Zeugungsmaterial um so leichter und schneller beschafft wird, je geringer im Uebrigen die Ausgaben (namentlich z. B. für die Muskelbewegungen) und je grösser die Einnahmen sind. Letzteres hängt von der Leichtigkeit der Beschaffung, von der Verdauungs-, Resorptions- und Assimilationskraft u. s. w. ab. »Je günstiger sich das Verhältniss zwischen Erwerb und Verbrauch, die Bilanz der Einnahmen und Ausgaben gestaltet, desto schneller wird ein Ueberschuss herbeigeschafft, desto mehr das zurückgelegte Kapital in bestimmter Zeit anwachsen« (Leuckart).

Die Fruchtbarkeit hängt aber nicht allein von der Productivität der verschiedenen Thiergattungen an Zeugungsmaterial (Bildungsmaterial) ab, wie dies in dem vorhergehenden Absatz betont wurde, nein, ganz wesentlich ist für sie die Grösse der embryonalen Bedürfnisse entscheidend. Zu letzteren sind auch die Bedürfnisse der geborenen Jungen an Muttermilch, Pflege u. dergl. zu rechnen.

Die embryonalen Bedürfnisse sind um so bedeutender, je höher organisirt die Organismen sind, je weiter ausgebildet die Organisation zur Zeit der Geburt ist u. s. w.; sie sind bei den Säugethieren am grössten und bei den Amphibien und Knochenfischen am geringsten. Noch niedriger sind sie in der Regel bei den wirbellosen Thieren. Die Vögel können natürlich nicht so viel Eier legen, wie z. B. die Frösche, weil die Hühnereier das Material für die ganze Ausbildung eines jungen Hühnchens enthalten, während aus dem Froschei nur eine Larve wird, die sich ihre Nahrung und ihr Bildungsmaterial selbst suchen muss.

Die Fruchtbarkeit steht im Verhältnisse zu den Schwierigkeiten, mit welchen die Keime behufs ihrer Ausbildung und die Jungen behufs Erhaltung ihres Lebens zu kämpfen haben. Je zahlreicher und grösser die Gefahren sind, welche die Keime und die Jungen bedrohen, um so grösser ist die Zahl der Keime, welche von den Eltern producirt wird. Dadurch wird für die Erhaltung der Gattung gesorgt.

Von Millionen Bandwurmeiern wird es nur wenigen gelingen, zur Ausbildung zu gelangen; alles Andere geht zu Grunde. Die Fruchtbarkeit der Tänien an Zeugungsmaterial ist deshalb eine ganz ausserordentlich grosse.

Der Samen.

Die Hoden secerniren den Samen, eine weissliche, zähe, fadenziehende, neutral oder alkalisch reagirende Flüssigkeit, die ein hohes specifisches Gewicht besitzt und an der Luft zu einer derben, durchscheinenden Masse eintrocknet. Die bei hoher, geschlechtlicher Aufregung aus der Harnröhre ejaculirte Flüssigkeit, die ebenfalls als Samen bezeichnet wird, stellt ein Gemisch des Hodensecretes und der Secrete der accessorischen Geschlechtsdrüsen (sowohl der Wand- als der Anhangsdrüsen) dar. Diese Flüssigkeit sieht weniger weiss aus, ist mehr durchscheinend, reagirt stärker alkalisch als das Hodensecret und besitzt einen eigenthümlichen Geruch, Aurea seminalis; sie wird unmittelbar nach der Ejaculation sehr zähe, gallertig und einige Zeit später wieder dünnflüssiger. Bei Wasserzusatz wird sie gelatinös und scheidet weissliche Flocken ab.

Der Samen besteht aus der Samenflüssigkeit und ausser vereinzelten Epithelzellen, Kernen und Elementarkörnchen aus characteristischen, morphologischen Elementen, den Samenfäden, Samenkörpern, Spermatozoen. Ausserdem hat man in ihm auch scheinbare Riesenzellen, resp. grosse Protoplasmaschollen, welche Samenfäden, aber in nicht ganz ausgebildetem Zustande enthielten, gefunden.

Die Samenkörper (Hamm, 1677) sind schon im ersten Bande dieses Werkes, in der Histologie in dem Kapitel über den Bau der

Hoden (S. 280) besprochen worden; aber auch in dem Kapitel »Entwicklung« werden ihre erwähnenswerthen Eigenschaften von Bonnet geschildert werden, sodass hier in dem Kapitel Zeugung von einer Beschreibung der Formen der Fäden der verschiedenen Thiere und der histologischen Eigenschaften ganz abgesehen und auf die beiden genannten Kapitel verwiesen werden muss. Dagegen mag einiges Andere hier Erwähnung finden. Die auffallendste Eigenschaft der Samenfäden ist ihre Beweglichkeit. Die Bewegungen dieser Gebilde sind verschiedener Art, theils erfolgen sie hüpfend, theils seitwärts gehend, theils in Wellenlinien vorschreitend. Man beobachtet dabei Gestalt- und Lageveränderungen der einzelnen Theile der Samenfäden, wodurch secundäre Ortsbewegungen hervorgebracht werden. Die Bewegungen bestehen gewöhnlich in rhytmischen, wellenförmigen Schlängelungen des Fadens, durch welche der Körper geradeaus vorwärts geschoben wird. Aeussere Einwirkungen, z. B. Zusatzflussigkeiten, ändern die Bewegungen, beschleunigen oder retardiren dieselben. Auch Anstossen des Schwanzes an einen festen Körper bedingt eine Aenderung der Bewegungen. Im Wesentlichen aber hängen die Bewegungen von der Form der Spermatozoen, Gestalt und Schwere der Köpfe, Länge der Schwanzfäden u. s. w. ab. Das active Bewegungsorgan ist der Schwanz, sein Längenverhältniss zum Körper bedingt den Bewegungsmodus. Fehlt der Schwanz, dann fehlt die Bewegung (bei Julus und den Decapoden), ist er kurz, dann kommen hüpfende Bewegungen zu Stande u. s. w.

Die Bewegungen erfolgen mit grosser Schnelligkeit. Hensen schätzte die Schnelligkeit einer halben Schwingung des Schwanzes auf höchstens $^1/_4$ Secunde; die Schnelligkeit der Vorwärtsbewegung liegt zwischen 1,2—3,6 *mm* in der Minute. Im Hoden sind die Samenfäden meist so dicht zusammengepackt, dass sie keine Bewegungen machen; dazu ist die Menge der Samenflüssigkeit eine zu geringe; sobald sich die Secrete der accessorischen Drüsen in das Hodensecret ergiessen, treten die Bewegungen hervor.

Lebensdauer der Samenkörper. Die Lebensdauer der Fäden richtet sich nach äusseren Verhältnissen, dem Ort etc. der Aufbewahrung; im Hoden bleiben die Samenfäden sicherlich Monate lang, in den Receptacula seminis Jahre lang lebendig; sie besitzen und behalten hier die Fähigkeit der Bewegung, ohne sich aber in diesen Behältern thatsächlich zu bewegen. Würden sie sich an diesen Orten bewegen, dann würde der dadurch herbeigeführte Kräfteverbrauch voraussichtlich das baldige Absterben bedingen. In den weiblichen Geschlechtsorganen bleiben die Samenfäden eine Zeit lang lebendig; im Cervix uteri scheinen sie die günstigsten Lebensbedingungen zu finden; hier fand man sie 6—8 Tage post coitum noch lebendig; in der Vagina, in den Tuben und im Uterus sollen sie schon nach 16—24 Stunden bewegungslos sein. In der normalen Samenflüssigkeit und in der Brunstflüssigkeit weiblicher Thiere bleiben sie lebensfähig bis zum Eintritt der Fäulniss (nach ca. 24 Stunden).

Verhalten der Samenkörper zu Reagentien (Resistenzfähigkeit). Zusatz von Wasser hebt die Bewegung schnell und vollständig auf, tödtet die Fäden aber nicht sofort; sie beginnen sich vielmehr bei gewissen Zusätzen von Neuem zu bewegen. Lymphe, Blutserum, Eiereiweiss, Humor vitreus, vor Allem die Secrete der accessorischen männlichen Geschlechtsdrüsen und der Brunstschleim der weiblichen Thiere rufen lebhafte und anhaltende Bewegungen hervor; Speichel wirkt schädlich, Harn stört wenig; Gummi, Dextrin und Pflanzenschleim wirken sehr schädlich; andere indifferente Körper sind, ebenso wie die Narcotica, einflusslos. Schädlich wirken Alkohol, Aether, Chloroform, Creosot, Essigsäure und ätherische Oele und Metallsalze. Alle neutralen Alkali- und Erdsalze wirken in bestimmten Verdünnungen günstig. Die Mineralsäuren schädigen die Samenfäden in hohem Grade, während die verdünnten kaustischen Alkalien wahre und kräftige Erreger für diese Gebilde sind. Samenfäden, die bereits bewegungslos sind, werden durch Alkalien wieder zu Bewegungen angeregt; Wasserentziehung und Zusatz hygroskopischer Substanzen sind nachtheilig für die Samenfäden.

Im Grossen und Ganzen verhalt sich der Schwanz ebenso zu den Reagentien, wie die Flimmerhaare und Geiseln der thierischen Zellen (s. Bewegungslehre); der Kopf quillt und schrumpft sehr leicht; namentlich empfindlich ist derselbe gegen Ozon.

Die Bewegung erhält sich bis $+47°$ und erlischt bei $0°$; man kann aber den Samen einige Tage bei $0°$ aufbewahren, ohne dass die Spermatozoen sterben; sie bleiben dabei lebensfähig, sind natürlich bewegungslos. Bei Steigerung der Temperatur treten die Bewegungen (in passender Zusatzflüssigkeit) wieder hervor. Welche Kräfte die Bewegungen der Samenfäden hervorrufen, wissen wir nicht; die Bewegungen sind ebenso wie die Bewegungen der Muskelsubstanz, der Flimmer- und Geiselzellen, der Leucocyten etc. als selbstständige Lebensäusserungen aufzufassen; sie beruhen also in der Contractilität des thierischen Protoplasma.

Chemie des Samens. Das Hodensecret enthält 17,6 (Stier) bis 18,06 (Pferd) pCt. Trockenrückstand; der ejaculirte Samen ist ärmer an festen Bestandtheilen als das Hodensecret. Im Hoden fand man ausser Anderem Globulin, Kreatin, Inosit, Leucin, Tyrosin, Lecithin, Cholesterin, Fette, Serumalbumin, Nuclein, Chlorsalze u. s. w. Die Köpfe der Spermatozoen enthalten z. B. phosphorhaltiges Nuclein, Eiweissstoff und einen stark (über 4 pCt.) schwefelhaltigen Körper. Der Schwanz enthält Eiweisskorper, keinen Phosphor, aber Schwefel, jedoch nur die Hälfte so viel als der Kopf.

Der ejaculirte Samen enthält Serumalbumin, Alkalialbuminate, Nuclein, Lecithin, Cholesterin, Fette, Protamin ($C_9H_{21}N_5O_3$, Miescher), Leucin, Tyrosin, Kreatin, Inosit, ein phosphorhaltiges Fett, Schwefel, Phosphor, Alkalien, alkalische Erden (Sulfate, Chloride, Phosphate u. s. w.). Die anorganischen Salze, unter denen die Calcium- und Magnesiumphosphate vorwiegen, betragen (bei 17—18 pCt. festen Bestandtheilen überhaupt) 2,5—4 pCt. im Hodensecret.

Im Samen findet man auch einen riechenden Korper (Spermatin, Vauquelin), von dem man früher annahm, dass er das Befruchtende im Samen sei. Er entstammt der Prostata und nicht dem Hoden.

Bei längerem Stehen bilden sich im Samen eigenthümliche, an den Enden verjüngte, rhomboëdrische Krystalle (Böttcher), welche den sogenannten Charcot'schen Krystallen identisch, in heissem Wasser schwer, in Säuren, caustischen und kohlensauren Alkalien leicht löslich sind. Sie sollen aus dem phosphorsauren Salze einer Basis (C_2H_5N), ($C_2H_3H_2N$) bestehen (Schreiner, Ladenburg). Die Basis, Aethylenamin, Spermin, lässt im gelösten Zustande den Samengeruch erkennen; sie verbindet sich auch mit Chlor (C_2H_3NHCl). Das Aethylenamin (Spermin) stammt aus der Prostata und der Phosphor, mit welchem es verbunden ist, aus dem Hodensecret. Der Samen enthält auch Fibringeneratoren (Hensen und Landwehr), aber je nach der Thierart in sehr verschiedenen Mengen.

Die Secrete der accessorischen Drüsen. Die Drüsen des Vas deferens liefern ein schleimiges Secret. In den Samenblasen findet man eine neutrale, zähe, zuweilen gallertige, weissgelbliche, zuweilen milchige oder glasige Flüssigkeit in beträchtlichen Mengen; sie enthält keine Samenfäden; nur beim Pferde kommen dieselben zuweilen daselbst vor. In den Gängen der Prostata (beim Hunde) findet man bedeutende Mengen einer weissgelblichen oder röthlich-gelben, dicklichen, zuweilen dünnflüssigen, alkalischen oder neutralen, rahmähnlichen Flüssigkeit von einem specifischen Gewicht von 1,012 und darüber. Sie enthält Zellen und freie Kerne, besitzt den sogenannten Samengeruch und ist eine gute Conservirungs- und Anregungsflüssigkeit für die Samenfäden. Sie enthält 2,4 pCt. feste Bestandtheile mit 1 pCt. Albuminaten, dazu schwefelsaure und phosphorsaure Salze u. s. w., hier findet man auch die bekannten, concentrisch geschichteten Concretionen; sie enthalten 15,8 pCt. organische Bestandtheile, 8 pCt. Wasser und im Uebrigen Salze (34 pCt. Phosphorsäure, 37 pCt. Kalk, dazu Kali, Magnesium, Natron u. s. w.). Die Cowper'schen Drüsen liefern eine zähe, glasige, dickliche, schleimähnliche Masse, die beim Schweine in grossen Mengen in den Gängen anzutreffen ist.

Bildung (Secretion) des Sperma. Ueber die secretorische Thätigkeit der Drüsen des Vas deferens, der Prostata, der Cowper'schen Drüsen und der Samenblasen ist uns noch nichts bekannt. Dagegen ist die Thätigkeit der Drüsenzellen des Hodens, resp. die Secretion des eigentlichen Samens von vielen Forschern (Kölliker, v. Ebner, La Valette, Merkel u. s. w. u. s. w.) eingehend studirt worden. Speciell hat man sich mit der Frage der Entstehung der Samenfäden beschäftigt, während über die Bildung der Samenflüssigkeit keine erheblichen Beobachtungen vorliegen Die Ansichten der Autoren über die Bildung der Samenfäden gehen in vielen Puncten noch weit auseinander. Soviel aber steht zweifellos fest, dass die Samenfäden aus Zellen und zwar speciell aus dem Nucleus gewisser Zellen entstehen (s. hierüber die Auslassungen Bonnet's in dem folgenden Kapitel). Bei der Abfassung der nachfolgenden Schilderung der Spermatogenese folge ich den Angaben Benda's und zwar deshalb, weil ich auf Grund der Durchsicht Benda'scher Präparate im Grossen und Ganzen von der Richtigkeit der Benda'schen Ansichten überzeugt bin.

Nach den neueren Untersuchungen kann es als zweifellos festgestellt gelten, dass der Zellbelag der Samenkanälchen (der Tubuli contorti) aus 2 Arten von Zellen besteht; die eine Art dieser Elemente nennt Benda die vegetativen Samen- oder die Fuss- oder die Sertoli'schen-, die anderen die germinativen Samenzellen oder auch einfach Samenzellen. Die vegetativen Zellen, welche nur als rand- (resp. wand-) ständige Zellen vorkommen, lassen keine Vermehrungserscheinungen erkennen; sie bilden vielmehr gewissermassen den eisernen Bestand des Hodens. Sie liegen peripher, an der Membrana propria, in gewissen Abständen zwischen den Stammzellen der germinativen Samenzellen. Sie sind membranlos und besitzen einen parallelfaserigen Leib, der einen grossen, etwas länglichen, chromatinarmen Kern mit grossem Kernkörperchen enthält. Gegen das Lumen hin setzt sich der Zelleib in ein Bündel zahlreicher Protoplasmafäden oder in eine zusammenhängende, parallelfaserige Protoplasmamasse fort. Die germinativen Samenzellen sind in vielen Schichten gelagert und fortwährend in Vermehrungs- und Umwandlungsvorgängen begriffen; ihre Beschaffenheit in den einzelnen Schichten richtet sich nach dem Stadium, in welchem sich an der betreffenden Stelle gerade die Samenbildung befindet.

Benda findet die Kanälchenwand des functionirenden Säugethierhodens stets aus 5—6 typisch gebauten Abschnitten zusammengesetzt, die sich durch eine bestimmte Umwandlungsform der germinativen Zellen, durch eine bestimmte Gruppirung derselben zu einander und zu einem Fusselemente und durch eine bestimmte Gestalt und Anordnung der übrigen Wandelemente characterisiren. Diese Typen sind durch Uebergangsformen verknüpft.

Die germinativen Zellen treten in vier Hauptformen auf, als Stammzellen, Ersatzmutterzellen, Mutterzellen und Samenzellen. Die Stammzellen (Follikelzellen) sind scharf begrenzte, kleine Zellen mit chromatinreichem Kerne, welche in der Wandschicht des Kanälchens zwischen den vegetativen Samenzellen liegen. Sie erzeugen auf dem Wege der indirekten Kerntheilung (Zellvermehrung) neue Zellen, die anfangs neben ihnen, ebenfalls peripher liegen und einen kleinen dunklen Kern besitzen. Diese nennt man Ersatzmutterzellen. Sie rücken einige Zeit nach ihrer Entstehung aus dieser Zone heraus in die zweite Schicht und bilden eine Lage sogenannter Mutterzellen, welche Knäuelkerne enthalten; diese vermehren sich ebenfalls auf dem Wege der indirekten Zellvermehrung und bilden mehrere innere Lagen von Zellen, nämlich von germinativen Samenzellen. Diese bilden die Samenfäden aus ihrem Kern, wobei der Zellleib zerfällt. Der ganze Vorgang der Samenbildung besteht also darin, dass die innerste Schicht der Samenzellen, die Samenfäden bildend, als Samen in das Lumen der Kanälchen gelangt, also von der Epithelschicht abfällt, und dass von aussen ununterbrochen neue Zellen nachgeschoben werden, welche auf dem Wege der indirekten Kerntheilung aus peripheren Zellen (Mutterzellen und Stammzellen) entstehen.

An der Samenbildung sind aber nach Benda beide Zellarten, also nicht nur die eigentlichen Samen-, sondern auch die Sertoli'schen Zellen betheiligt. Diese Zellen treten nämlich zur Zeit der Samenbildung mit den germinativen Samenzellen in substanzielle Verbindung, welchen Vorgang Benda als Copulation bezeichnet. Dass dieser Vorgang eine Bedeutung für die Spermatogenese hat, geht schon daraus hervor, dass die Copulation nur während der Samenbildung, d. h. während der Bildung der Samenfäden besteht und dass bei der Bildung der

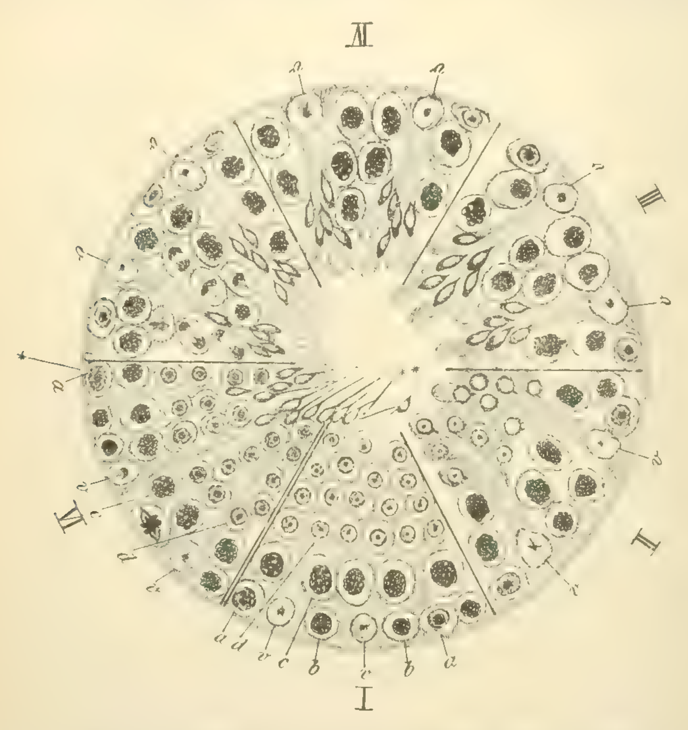


Fig. 21. Schematische Darstellung der Samenbildung beim Stier nach Benda. Die Veränderungen, welche jede Stelle der Samenkanälchenwand während einer Samenbildungsperiode nach einander eingeht, sind nebeneinander in 6 Sektoren eines Kreises eingetragen.

I Ruhestadium. *II* Stadium der Kopulation. *III* und *IV* Ausbildung der sogenannten »Spermatoblasten«. *V* Entstehung der Samenzellen. *VI* Regeneration der Wandzone. *v* Sertoli'sche Zellen (vegetative Samenzellen), *a* Stammzelle, *b* Ersatzmutterzelle, *c* Mutterzelle, *d* Samenzelle, *e* Samenkörperchen (*a* bis *d* – germinative Zellen).

Spermatozoen in der Samenzelle der Kopf des entstehenden Samenfadens stets der Copulationsstelle zugewendet ist. Die Sertoli'schen Zellen sollen auch die Anordnung der Samenfäden in Bündel und die Ernährung derselben besorgen. Nach vollendeter Reifung der Samenfäden tritt die Lösung der Copulation ein. Die Bildung der Sperma-

tozoen findet, wie erwähnt, nur in den runden, mit einem Kern versehenen Samenzellen statt. Aus dem Kern entwickeln sich alle Theile des Spermatozoon. Der Kern wandert zunächst zur Zellperipherie und scheidet sich später in einen peripheren, der Kernmembran anliegenden chromatinhaltigen Theil (Chromatinkapsel) und in einen chromatinfreien Abschnitt. Die Chromatinkapsel nimmt bald eine ellipsoide Gestalt an. Am hinteren Pole dieser Kapsel wächst der Geiselfaden hervor und hebt dabei ein Segment der achromatischen Kernmembran in Form einer Blase (Schwanzkappe) von dem betreffenden Abschnitte der

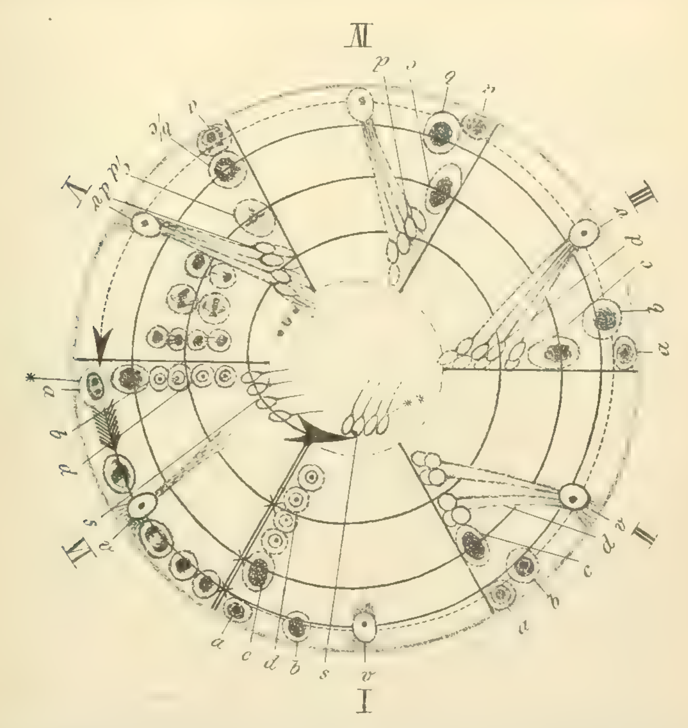


Fig. 22. Graphische Darstellung des Verhaltens der germinativen Zellen nach der vorhergehenden Figur, nach Benda. Die durchbrochene Kreislinie bezeichnet die Vermehrung der Stammzellen und ihre Ruhelage während des grössten Theiles der Spermatogenese. Die fortlaufende Spirallinie bezeichnet die Entstehung der Ersatzmutterzellen aus Stammzellen, ihr Vorrücken in radiärer Richtung und ihre Umwandlungen in Mutterzellen, Samenzellen und Samenkörperchen. Diese Figur giebt einen leichten Ueberblick der Verhältnisse der einzelnen Entwicklungsphasen. Mit der Ausstossung der Spermatozoen (*VI*) geht die säulenförmige Anordnung der Wandelemente einher. Dieselbe verwischt sich schon in Phase *I* allmählich und verschwindet in Phase *II* und *III*, in Folge des Durcheinanderschiebens der Elemente. In Phase *IV* sind die sogenannten Spermatoblasten deutlich ausgebildet. Im Stadium *V* herrschen die Zelltheilungen der Mutterzellen vor. In Phrase *VI* bemerkt man ausser der Säulenanordnung der Elemente auch Vermehrungsvorgänge an den Stammzellen der Randzone.

Chromatinkapsel ab. Die Chromatinkapsel wandelt sich nun in den Kopf des Samenfadens um (Reifung des Kopfes) und ist natürlich von

demjenigen Theile der Kernmembran als Kopfkappe umgeben, welcher nicht durch den Schwanz abgehoben wurde.

Bei einigen Thierarten bildet sich das in die Schwanzkappe hineinragende Chromatinsegment in einen Zapfen um, der an seiner Spitze den Geiselfaden trägt. Was aus den genannten Kappen und aus diesem Zapfen wird, ist unbekannt.

Das Uebergangsstück, Mittelstück und der Axenfaden der Samenfäden sollen aus dem neben dem Kern liegenden Nebenkern entstehen (?). Näher kann hier auf die Histogenese der Samenfäden nicht eingegangen werden.

Den oben schon erwähnten gesammten Vorgang der Samenbildung (die Stammesgeschichte) sucht Benda durch eine schematische Figur zu erklären, indem er die einzelnen Phasen der Samenbildung; die man im Längsschnitt jedes thätigen Hodenkanälchens neben einander sieht, in einen Kreis einträgt. Er zeichnet 6 Phasen der Samenbildung, die in der Figur (Fig. 21) mit den Zahlen *I* bis *VI* bezeichnet sind; natürlich kann man ebenso gut einige Phasen mehr oder weniger unterscheiden.

Den Beginn einer Samenbildungsperiode, den Uebergang aus Ruhe in Thätigkeit, stellt Phase *I* dar. Hier findet man in der Wandschicht 3 Arten von Zellen, die vegetativen Samenzellen (*v*), die Stammzellen der germinativen Samenzellen (*a*) und die Ersatzmutterzellen (*b*). An die periphere Lage schliesst sich eine Lage sogenannter Mutterzellen mit Knäuelform der Kerne (*c*) an, die aus *b* und *a* entstanden sind. Dann folgen mehrere Lagen kleiner polygonaler Zellen mit ruhendem, kugeligem Kern, die germinativen Samenzellen (*d*). Phase *VI* stellt das Ende einer Bildungsperiode und damit auch den Anfang einer neuen Periode, der Regeneration der Wandzone dar.

In Phase *II* beginnen die Umwandlungen der germinativen Zellen, die in der 5. Phase die Reifungserscheinungsn zeigen und in Phase *VI* als reife Spermatozoen (*s*) in das Knäuelchen eintreten. Die Sertoli'schen vegetativen Zellen treten in Phase *II* in Copulation mit den germinativen Zellen (besonders deutlich sichtbar in Phase *V*); dadurch kommen in Phase *IV* und *V* Figuren zu Stande, die man früher als Spermatoblasten (Samenähren u. s. w.) geschildert hat. Die Sertolische Zelle stellt die Fusszelle dieser Spermatoblasten dar. In Phase *VI* tritt wieder die Lösung der Copulation ein. Die Mutterzellen (*c*) rücken von Phase *II* ab gegen das Lumen vor und gehen in Phase *V* Theilungen ein, wodurch neue Samenzellen (*d*) erzeugt werden. Die Ersatzmutterzellen vergrössern sich von Stadium *II* ab, rücken dann aus der Wandzone heraus und bilden schliesslich in Phase *VI* eine neue Schicht Mutterzellen. In Folge dessen sehen wir in Phase *IV* und *V* in der Randzone nur 2 Zellarten (Sertoli'sche Zellen und Stammzellen). In Phase *VI* tritt eine Vermehrung der Stammzellen behufs Neubildung von Ersatzmutterzellen ein. Anfangs, in der Uebergangsphase zwischen Phase *VI* der vorhergehenden und Phase *I* der folgenden Samenbildungsperiode, sind alle aus der Vermehrung der Stammzellen entstandenen Zellen einander gleich, später erst bilden sich an einer Anzahl der neu gebildeten Zellen die Charactere der Ersatzmutterzellen aus, während die anderen die Eigenschaften der Stammzellen beibehalten. Jetzt ist die Wandschicht wieder aus 3 Zellarten zusammengesetzt. Damit befindet sich der Zellbelag wieder in dem Zustande, wie wir ihn in Phase *I* oben kennen lernten.

Das Ersatzgeschäft in den Samenkanälchen ist ausserordentlich

zweckmässig eingerichtet. Sobald ein Schub Samenzellen zu Spermatozoen geworden ist, ist das Material für einen neuen Schub fertig, ein zweiter Schub (*c*) ist in Vorbereitung; die sich theilenden Stammzellen stellen einen dritten Schub (*b*) zur Verfügung. Wenn in Phase *II* die Umwandlung eines Schubes zu Samenfäden beginnt, sind bereits 2 neue Zellschübe in Reserve (Benda). Die Samenbildung zeigt auf dem Längsschnitt der Kanälchen einen wellenartigen Verlauf, indem, von den Zwischenphasen abgesehen, Phase *II* an Phase *I* anschliesst u. s. w.

Der weibliche Keim.

Die Eizelle ist ein Product der Thätigkeit der Eierstöcke; sie gelangt, reif geworden, von diesen in die Fallopischen Tuben. Die Eigenschaften der Eier, ihre Genese, ihre chemische Zusammensetzung, ihre Gestalt, ihre Lebensäusserungen und ihr sonstiges Verhalten werden in dem folgenden Kapitel (Entwicklung) von Herrn Bonnet geschildert werden. Die Reifung der Eier und ihre Ausstossung aus dem Eierstocke (Ovulation) erfolgt bei reifen Thieren zur Brunstzeit und zwar zu gewissen, sich meist periodisch wiederholenden Zeiten, die man Brunstperioden nennt (s. Brunst). Während einer Brunstperiode wird (je nach der Thierart) entweder nur ein reifes Ei ausgestossen, wie z. B. beim Menschen, Pferd, Rind, Elefant, oder es gelangen gleichzeitig mehrere reife Eier zur Ausstossung, z. B. beim Schwein, Hund, Katze u. s. w. Die Eier gelangen in Folge der anatomischen Einrichtungen und der Erection des Tubenendes und in Folge des dort herrschenden Wimperstromes in die Fallopische Tuba der entsprechenden Seite (über Ueberwanderung nach der anderen Tuba s. u.). In den Tuben werden die Eier durch den Wimperstrom und durch die Peristaltik der Tuben weiter geführt und gelangen so in den Uterus, woselbst die nicht befruchteten Eier zu Grunde gehen und ausgestossen oder resorbirt werden, während die befruchteten Eier hier zur Entwicklung gelangen. Die Dauer der Wanderzeit des Eies durch den Eileiter ist von wenigen Thieren bekannt, bei der Stute schätzt man sie auf 8—10 Tage, bei der Kuh auf 24 Stunden. Bei den multiparen Hunden soll die Zeit des Durchgangs aller gelösten Eier 8—10 Tage betragen.

Die Pubertät.

Die materielle Vereinigung von Ei und Samen ist, wie wir oben gesehen haben, die unerlässliche Bedingung für die Production neuer Individuen. Es muss mithin dafür gesorgt sein, dass die genannten, in besonderen Organen und meist in gesonderten Individuen bereiteten Geschlechtsstoffe im reifen Zustande, zur rechten Zeit und am rechten Orte und unter sonst günstigen Verhältnissen miteinander in Berührung kommen. Diesem Zwecke dienen der anatomische und histologische Bau und die Verrichtungen der Geschlechtsorgane (Flimmerbewegung im Uterus, Reifung und Lösung männlicher und weiblicher Keime zu

gleicher Zeit u. s. w.) und die Eigenschaften der Geschlechtsproducte (Bewegungen der Samenfäden, Micropyle der Eier etc.). Dies Alles genügt aber noch nicht, um die genannte materielle Vereinigung herbeizuführen; dazu bedarf es noch eines besonderen Momentes, des sogenannten Geschlechtstriebes; es ist dies die Anregung zur Ausführung aller die Befruchtung bezweckenden Handlungen; er führt vor Allem dahin, dass das Männchen das Weibchen aufsucht und die Begattung vollzieht und dass das Weibchen zu dem Begattungsacte bereit ist. Er äussert sich im Thierreiche ungemein verschieden; bei allen Thieren aber stellt er einen sehr heftigen Trieb von hoher Energie dar; das brünstige Thier überwindet alle möglichen Hindernisse, um seinem Geschlechtstriebe zu genügen. Der Geschlechtstrieb ist für die Erhaltung der Gattung dasselbe, was der Nahrungstrieb für die Erhaltung des Individuums ist. Der Geschlechtstrieb wird mittelbar von den Geschlechtsdrüsen erweckt, er steigt und sinkt mit dem Grade der Thätigkeit derselben. Vor dem Eintritte der Secretionsthätigkeit (resp. der Ausbildung) der Geschlechtsorgane fehlt er; ebenso ist dies bei Castraten der Fall. Die Zeit des Erwachens des Geschlechtstriebes stellt die Pubertätszeit dar; die Perioden, in denen er bei reifen Thieren stark hervortritt, werden Brunstperioden genannt.

Wenn es auch feststeht, dass bei männlichen Thieren der Geschlechtstrieb ganz zweifellos von der Hodenthätigkeit allein abhängig ist, so ist doch andererseits die Natur des Causalitätsverhältnisses zwischen Hodenthätigkeit und Geschlechtstrieb mit Sicherheit nicht dargethan. Zum Theil mag es der Druck des Secretes in den Samendrüsen, z. Th. mögen es sensible Nerven (Geruchsnerven, Empfindungsnerven des Penis etc.), z. Th. mögen es auch psychische Thätigkeiten sein, welche den Geschlechtstrieb anregen. Auch bei weiblichen Thieren ist die Natur des physiologischen Causalitätsverhältnisses, welches zwischen Eierstocksthätigkeit und geschlechtlicher Aufregung zweifellos besteht, nicht dargelegt.

Zur Zeit der Pubertat wird das männliche Thier fähig zu befruchten und das weibliche fahig zu empfangen, d. h. befruchtet zu werden; beim männlichen Thiere bildet sich Samen, beim weiblichen reifen Eier, die aus dem Ovarium ausgestossen werden. Der Eintritt der Reife hängt von der körperlichen Ausbildung ab; erst wenn das Hauptwachsthum beendet ist, erfolgt die Bildung der Geschlechtsproducte; damit erwacht der Geschlechtstrieb, der, je nach der Thierart, in der verschiedensten Weise in die Erscheinung tritt (s. das Kapitel »Brunst«). Beim Jünglinge äussert sich der Eintritt der Pubertät besonders durch das Auftreten nächtlicher Pollutionen, die eine Folge der Thätigkeit der Hoden und der dadurch bedingten sinnlichen Vorstellungen sind, beim Mädchen durch den Eintritt der Menstruation (s. unten).

Der Eintritt der Pubertät geht einher mit Vergrosserung und voller Ausbildung der inneren und äusseren Geschlechtsorgane. Beim männlichen Individuum vergrössert sich der Penis durch weitere Ausbildung des Schwellgewebes, die Hoden schwellen an und werden thätig, die accessorischen Drüsen wachsen plötzlich erheblich und secerniren, am Vas deferens bilden sich die Ampullen und deren Drüsen deutlich aus; beim Menschen löst sich das Präputium von der Eichel u. dergl.

Beim Weibe vergrössern sich Uterus und Vagina, die Labia majora wachsen erheblich und schliessen die Schamspalte vollständiger als vorher, sie und der Mons veneris bedecken sich mit Haaren (Schamhaaren), die Milchdrüsen vergrössern sich bedeutend, während die Warzen derselben etwas hervortreten; der Kitzler wächst und hebt sich deutlicher von der Umgebung ab, als vorher. Aehnliche Vorgänge wie beim weiblichen Menschen werden auch bei den weiblichen Thieren beobachtet.

Mit dieser Ausbildung der Geschlechtsorgane geht auch die Ausbildung der secundären Geschlechtsmerkmale (Sexualcharactere) einher. Bei den Männchen tritt eine grössere Stärke und Wehrhaftigkeit hervor, die Knochen und Muskeln bilden sich stärker aus als beim Weibchen; das characteristische männliche Aussehen tritt hervor; die Hörner der gehörnten Thiere, der Kamm der Pferde und andere Theile nehmen eine das Geschlecht kennzeichnende Form an. Das Becken der weiblichen Thiere wird weit, das der männlichen bleibt eng. Auch im Temperament und im psychischen Leben treten mit der Reife Veränderungen ein, die das Geschlecht mehr oder weniger kennzeichnen.

Beim Menschen beobachtet man, dass der Kehlkopf des Jünglings zur Pubertätszeit weiter wird, die Processus vocales bilden sich knorpelig aus, der Kehlkopf wird vorspringend, die Stimme vertieft sich um eine Octave, es treten die Schamhaare, die Achselhaare und später auch die Barthaare hervor, die vitale Athmungscapacität nimmt, indem sich der Thorax vergrössert, erheblich zu u. s. w. Beim Weibe entwickelt sich ein Fettpolster unter der Haut, welches die Rundung der Formen (besonders der Hüften, der Schenkel und Waden) hervorruft, das Becken verbreitert sich, Scham- und Achselhaare treten auf, der Kehlkopf wächst in die Länge, der Stimmumfang wird ein grösserer u. s. w.

Die Zeit des Eintritts der Reife ist verschieden nach der Gattung und Art der Thiere, nach der Individualität, nach der Ernährung und Pflege, nach dem Klima, nach Wachsthum, Sinnlichkeit, psychischem Leben u. s. w. Die Jünglinge werden im Alter von 14—16, die Mädchen mit 13—15 Jahren geschlechtsreif; in heissen Klimaten tritt die Pubertät viel früher ein, z. B. in gewissen Gegenden bei den Mädchen schon mit dem 8. Lebensjahre. Beim Weibe erlischt die Zeugungsfähigkeit mit dem 45. bis 50. Lebensjahre (Anni climacterici, Involutio), während beim Mann die Samenproduction sich bis in's höchste Alter erhalten kann.

Die Pferde werden mit $1^1/_2$ Jahren, die Kühe und Bullen mit 8—12 Monaten, die Schafe mit 6—8, die Schweine mit 5—8 und die Hündinnen mit 6—8 Monaten, Kameele mit 5, Lama mit 4 und grosse Affen mit 4 Jahren geschlechtsreif. Reichliche Fütterung und gute Pflege und Haltung beschleunigt den Eintritt der Geschlechtsreife.

Im Interesse der Thierzucht werden die Thiere erst einige Zeit nach dem Eintritt der Reife zur Fortpflanzung benutzt und zwar Pferde erst mit dem 3. bis 5., Bullen mit $1-1^1/_2$, Kühe mit $1^3/_4-2$, Schafe mit $1^1/_2-2$, Hunde mit 1—2, Schweine mit $^3/_4-1$ Jahren.

Bei Stuten dauert die Zeugungsfähigkeit ungefähr bis zum 22., 25., ja 27., bei Kühen bis zum 20., bei Schafen bis zum 8., bei Schweinen bis zum 6. auch 8. Lebensjahre, zuweilen auch noch länger.

Die Brunst.

Bei den geschlechtsreifen Thieren besteht die Lust (der Trieb) zur Begattung nicht andauernd; dieselbe tritt vielmehr nur zu bestimmten Zeiten im Jahre deutlich hervor. Die Thiere zeigen dann einen sehr lebhaften Geschlechtstrieb und suchen diesen zu befriedigen; sie überwinden zu diesem Zwecke alle möglichen Hindernisse und ertragen Hunger und Durst und alle Unbilden der Witterung. Diesen Zustand bezeichnet man als Brunst. Diese ist natürlich die Folge bestimmter Vorgänge in den keimbereitenden Organen, den Hoden und den Eierstocken; sie geht bei den weiblichen Thieren mit Reifung und Ausstossung von Eiern und bei den männlichen mit der Bildung und Ansammlung von Samen einher.

Die Brunstzeiten. Bei den wilden Thieren ist die Brunst und ihre Wiederkehr sowohl bei den männlichen als auch bei den weiblichen Individuen an ganz bestimmte Jahreszeiten gebunden; bei den meisten Thierarten tritt sie im Frühjahr auf, bei einigen aber auch im Sommer und Herbst (Wiederkäuer), ja auch im Winter. Für die Hausthiere ist diese Regel nicht gültig; die männlichen Thiere produciren ununterbrochen Samen und können zu jeder Zeit durch die Gegenwart weiblicher, befruchtungsfähiger Individuen zur Begattung angeregt werden. Sonach bezieht sich die nachstehende Besprechung über die Brunst nur auf die weiblichen Thiere.

Bei den weiblichen Hausthieren tritt die Brunst in ähnlicher Weise wie bei den wilden Thieren in bestimmten Jahreszeiten, den sogenannten Brunstzeiten, die je nach der Thierart verschieden sind, auf. Während dieser Zeit besteht die Brunst bei den meisten Thierarten nicht andauernd; sie tritt vielmehr periodisch hervor. Mehrere Tage sind die Brunsterscheinungen sehr deutlich, dann folgt eine Pause von bestimmter, je nach der Thierart verschiedener Dauer und darauf eine neue Periode der brünstigen Aufregung. Sonach zerfällt die Brunstzeit in mehrere Brunstperioden. Dies ist allerdings nicht bei allen Thierarten der Fall; die Gründe für diese Verschiedenheit sind in Folgendem zu finden: Während der Brunstzeit reifen bei allen Thieren mehrere (3 bis 6), oft viele (10 bis 20 und darüber) Eier und werden aus dem Eierstocke ausgeschieden. Bei den uniparen Thieren reifen die für eine Brunstzeit zur Ausstossung vorräthigen Eier in bestimmten Zwischenräumen nacheinander. Die Reifung und Ausstossung eines Eies stellt eine Brunstperiode dar; sie ist stets mit dem Auftreten der Brunsterscheinungen verbunden. Die Wiederkehr der Brunstperioden fehlt, wenn das Ei der ersten Periode befruchtet wird. Ausnahmsweise können in einer Periode auch zwei, selbst mehrere Eier reifen.

Unter denjenigen Thierarten, welche mehrere Junge zur Welt bringen (bei den multiparen Thieren) giebt es solche, bei denen sämmtliche Eier gleichzeitig reifen und ausgestossen werden. Bei ihnen fallen Brunstperiode und Brunstzeit zusammen; die Brunstzeit zerfällt

also bei ihnen nicht in Perioden. Zu diesen Thieren gehören die Hunde. Bei ihnen kehrt deshalb die Brunst erst nach einem grösseren Zwischenraume (von 5—6 Monaten) wieder.

Bei den anderen Hausthieren setzt sich die Brunstzeit aus mehreren, in kurzen Zwischenräumen (von wenigen Tagen oder Wochen) wiederkehrenden Perioden zusammen; in jeder Periode reift bei den uniparen Thieren ein Ei (seltener mehrere) und bei gewissen multiparen Thieren (z. B. den Schweinen) eine grössere Anzahl von Eiern.

Für die Stute fällt die Brunstzeit in das Frühjahr (März bis Juni) oder in den Herbst (September bis November). Allerdings findet man auch Stuten, die während des ganzen Jahres brünstig sind; bei diesen Thieren liegen aber Krankheiten am Genitalapparate, besonders Eierstocksleiden vor.

Bei den Kühen fällt die Brunstzeit in das Frühjahr und in den Herbst, bei Auerkühen in den August; die Brunst tritt jedoch auch zu anderen Zeiten ein.

Das Schwein wird zu allen Jahreszeiten, aber besonders auch im Frühjahre und Herbste und zwar jährlich 2—3mal brünstig; die Brunstzeit des wilden Schweines fällt in den Januar und Dezember; bei den Schafen tritt die Brunstzeit im Frühjahre und Herbste auf. Die Stuten, Kühe und Schafe haben 1—2, Katzen, Hunde und Sauen 2—3, Kaninchen und Meerschweinchen 8—12 Brunstzeiten im Jahre.

Die Brunstzeiten können durch den Thierzüchter durch Fütterung, Pflege u. s. w. künstlich verlegt werden.

Dauer der Brunstperiode und Wiederkehr derselben. Die Dauer der Brunstperiode wechselt von wenigen Stunden bis zu mehreren Tagen; die Brunsterscheinungen sind sehr deutlich, also auf der Höhe, bei der Stute 24—48 Stunden, selten mehrere Tage, ausnahmsweise Wochen, bei Kühen 1—4, bei Schafen 1—2, bei Schweinen 1—5, bei Hündinnen 8—10 Tage.

Da nun aber den hochgradigen Erscheinungen kaum merkbare Vorläufer vorhergehen und da die Erscheinungen langsam und ganz allmählich verschwinden, so werden von Franck viel längere Brunstzeiten angegeben. Nach ihm ist die mittlere Dauer der Brunsterscheinungen folgende:

beim Menschen	3— 8	Tage.
bei Pferden	5— 7	»
» Kühen	24—36	»
» Schafen	20—30	»
» Schweinen	24—40	»
» Hündinnen	9—10 (selbst 14)	Tage.

Während der Trächtigkeit lassen die Thiere in der Regel keine Brunsterscheinungen erkennen; einige Zeit nach der Geburt des Jungen tritt die Brunst bei der Mutter wieder auf, und zwar

beim Pferde	5— 9	Tage nach der Geburt,
» Rinde	21—28	» » »
» Schafe	7	Monate » »
» Schweine	8—9	(bei besonders guter Fütterung 4—5) Wochen nach der Geburt.
» Hunde	4—6	Monate » »

Bei Stuten tritt also die Brunst am raschesten, ja fast unmittelbar nach der Geburt wieder auf, während bei anderen Thieren Wochen und Monate bis zur Wiederkehr der Brunst vergehen. Im Allgemeinen kann als Regel gelten, dass die Brunst bei den Thieren mit langer Trächtigkeit bald und bei denen mit kurzer Trächtigkeit spät nach der Geburt eintritt.

Die Brunsterscheinungen einer Periode verschwinden allmählich, auch dann, wenn das Thier nicht befruchtet wurde; in diesem Falle kehren sie nach einiger Zeit und zwar in bestimmten Intervallen wieder. Die Brunst wiederholt sich bei:

Stuten in Zwischenräumen von 3 — 4 Wochen, seltener nach 7—9 Tagen
Kühen » » » 3 — 4 » (20—36 Tage)
Affen » » » 4 »
Schafen in » » $2^1/_2$— 4 » (20—30 Tage)
Schweinen in » 9—12, 14—18, nach Anderen 24—40 Tagen
Hündinnen » » » 12—16 (20—24) Wochen.

Wenn nach mehrmaligem Auftreten der Brunst noch keine Befruchtung eingetreten ist, dann erlischt die Geschlechtslust für längere Zeit und damit ist eine Brunstzeit beendet; diese kehrt zu der bestimmten Jahreszeit wieder (s. oben).

Beim menschlichen Weibe findet die Reifung eines oder zweier Eier in ganz regelmässigen Perioden, die gewöhnlich eine Dauer von 28 Tagen haben, statt; mithin kommen auf das Jahr ca. 13 Ovulationsperioden. Auch beim Weibe ist die Reifung der Eier mit erhöhter Geschlechtslust verbunden. Diese besteht allerdings ebensowenig, wie bei den Thieren, bereits zu Anfang der Brunstvorgänge; sie tritt vielmehr erst gegen Ende derselben hervor. Die Ovulationsperioden des Weibes sind mit den Brunstperioden der Thiere identisch; dagegen fehlt beim Weibe eine bestimmte Brunstzeit; diese umfasst vielmehr das ganze Jahr; sie ist die Summe der in kurzen Intervallen wiederkehrenden Ovulationsperioden. Es ist also falsch, die Menstruation des Weibes mit der Brunstzeit der Thiere gleichzustellen. Die weiblichen Thiere lassen in der Regel zum Beginn der Brunst die männlichen Thiere nicht zur Begattung zu; in dieser Periode schlägt die Stute nach dem Hengst, die Hündin treibt den männlichen Hund durch Beissen fort u. s. w. Erst gegen Ende der Brunst sind die weiblichen Thiere zur Begattung geneigt.

Wenn während einer Brunstperiode die Befruchtung stattfindet, dann hört die Brunst, wie oben erwähnt, bei manchen Thieren auf, bei anderen dauert sie noch eine Zeit lang fort, wie bei Pferd, Hund und Schwein. Es findet unter Umstanden auch noch eine weitere Reifung von Eiern statt. Im letzteren Falle lassen die bereits befruchteten, weiblichen Thiere die männlichen noch zur Begattung zu, so dass eine sogenannte **Superfoecundatio** (Ueberschwängerung) zu stande kommen kann. Man versteht darunter die Befruchtung mehrerer Eier der-

selben Brunstperiode bei verschiedenen Begattungen. Hierbei kann es natürlich leicht vorkommen, dass die Eier von dem Sperma verschiedener männlicher Thiere befruchtet werden. In diesem Falle sind die von derselben Mutter geborenen Jungen einander oft höchst unähnlich. Sie gleichen den verschiedenen Vätern und gehören eventuell verschiedenen Rassen an. In dieser Richtung liegen viele Beobachtungen vor, namentlich in Bezug auf Hunde. Man hat aber z. B. auch beobachtet, dass ein Weib ein Mulatten- und ein weisses Kind, dass eine Stute ein Pferde- und ein Maulthierfüllen gebar u. s. w.

Von der Ueberschwängerung ist noch die Vielträchtigkeit zu unterscheiden; sie besteht darin, dass in einer Brunstperiode weit mehr Eier gelöst und befruchtet werden, als dies in der Regel der Fall ist. Hier kann die Befruchtung der Eier durch einen einzigen Begattungsakt erreicht werden.

Bei den Stuten sind Zwillinge selten; noch viel seltener aber Drillinge; immerhin sind mehrere Drillingsgeburten bekannt geworden.

Bei den Kühen kommen Zwillinge öfter, Drillinge dagegen auch selten vor. Man hat aber auch Vier-, Fünf-, Sechs- und Siebenlinge beobachtet. In diesen Fällen tritt in der Regel Abortus ein; nur ausnahmsweise gelingt es, die Jungen am Leben zu erhalten und aufzuziehen. Die erhöhte Fruchtbarkeit ist individuell und wird auch vererbt; man beobachtet deshalb die Vielträchtigkeit bei demselben Thiere öfterer; so spricht Meyer von einer Kuh, die in vier Jahren 12 und Fritz von einer solchen, die innerhalb drei Jahren 10 Kälber zur Welt brachte; diese grosse Fruchtbarkeit vererbte sich auch auf die Jungen.

Bei den Schafen und Ziegen sind Fälle von Vielträchtigkeit öfter beobachtet worden.

Für Hunde, Schweine, Katzen ist die Vielträchtigkeit die Norm.

Beim Menschen wird auf je 60—90 Geburten eine Zwillings-, auf je 10 000 eine Drillings-, auf je 300 000 eine Vierlings- und auf je 12 Millionen eine Fünflingsgeburt gerechnet.

Vielträchtigkeit und Ueberschwängerung sind schwer von einander zu scheiden sobald die Ueberschwängerung durch dasselbe Vaterthier stattgefunden hat und die Jungen sonach einander gleichen. Es kann an den Jungen nicht erkannt werden, ob die Befruchtung mehrerer Eier in Folge eines oder mehrerer Begattungsakte erfolgt ist. Dagegen unterscheidet sich die Superfocundatio wesentlich von der **Superfoetatio** (Ueberfruchtung). Bei dieser handelt es sich um die Befruchtung von Eiern verschiedener Brunstperioden, die sich in derselben Schwangerschaftsperiode entwickeln. Es ist in der Regel die Befruchtung der Eier verschiedener Brunstperioden in derselben Brunstzeit. Wenn ein weibliches Thier in einer Brunstperiode trächtig geworden ist, dann gilt, wie schon erwähnt, die Regel, dass keine Ovulation mehr eintritt und dass die weiblichen Thiere sich nicht mehr begatten lassen. Ausnahmsweise kann aber während der Schwangerschaft — es soll dies bei Hasen oft vorkommen (Aristoteles) — eine neue Brunst mit Ausstossung eines reifen Eies eintreten. Erfolgt jetzt eine Begattung, zu welcher das weibliche Thier unter solchen Umständen ausnahmsweise

geneigt ist, dann kann auch eine neue Befruchtung und zwar dann eintreten, wenn der Uterus durch das zuerst gezeugte Junge noch nicht ausgefüllt wird, oder wenn beim Uterus bicornis oder bipartitus nur ein Horn oder beim Uterus duplex nur ein Uterus Junge enthält. Es sind mehrere Beispiele von Ueberfruchtung bekannt, so von Pferden, Schafen, Hunden und Rindern; es handelte sich in der Regel um Altersunterschiede der Jungen von $^1/_2$ bis 4 Monaten. Das später befruchtete Ei entwickelt sich neben dem erst befruchteten und wird im unausgebildeten Zustande gleichzeitig mit dem ausgebildeten Jungen oder nach diesem, wenn es selbst fertig ausgebildet ist, geboren. Letzteres ist selten. In der Regel tritt Abortus des zweiten Jungen bei der Geburt des ersten ein; oft abortiren auch beide Jungen. Zuweilen erfolgt der Abortus des ersten Jungen direkt nach und in Folge der während der Schwangerschaft stattgefundenen Begattung.

Die Erscheinungen der Brunst. Dieselben sind die Folgen einer Hyperämie der Geschlechtsorgane (Brunsthyperamie) und einer eigenartigen Erregung des Nervensystems, durch welche eine characteristische Aenderung im Benehmen der Thiere eintritt.

Bei männlichen Thieren äussert sich die Brunst in grossser Unruhe, die sich oft bis zur Wildheit steigert (in Ungebundenheit, Verschmähen des Futters, in Versuchen, aus dem Stalle auszubrechen resp. vom Hause fortzulaufen (bei Hunden), im Aufspringen auf andere Thiere und in Versuchen, die Begattung zu vollziehen). Auch Masturbationen werden nicht selten beobachtet.

Die Hengste sind unruhig, wiehern viel, lassen ein lebhaftes Ohrenspiel erkennen, schachten öfter aus und zeigen oft Erectionen, die Hoden werden an den Bauch herangezogen, dabei sind die Thiere ungeberdig u. s. w. Die Bullen folgen den brünstigen Thieren, beriechen und belecken die Geschlechtstheile, der brunstige Hund zeigt eine ganz ausserordentliche Unruhe, er ist nicht im Hause festzuhalten; auf weite Entfernungen wittert er die brünstige Hündin und sucht sich ihr trotz aller Hindernisse zu nähern; er springt auf andere männliche Hunde auf u. s. w.

Die weiblichen Thiere lassen ebenfalls die verschiedensten Zeichen der Unruhe erkennen, sie verschmähen unter Umständen die Nahrung, lassen ihre Stimme ertönen, suchen sich den männlichen Thieren zu nahern und dulden das Aufspringen derselben und die Begattung. Dabei scheuern sie sich zuweilen an den Geschlechtstheilen, sind erhöht reizbar und empfindlich, springen wohl auch auf andere Thiere auf u. s. w. Die Scham und Scheide sind geröthet, der Kitzler geschwollen, so dass er wohl zwischen den Schamlippen hervorsieht; die Secretion eines stark riechenden Hauttalgs an den Rändern der Schamlippen ist erhöht. Aus der Scham fliesst ein eigenthümlich riechender Schleim ab, der häufig in Folge Blutbeimischung geröthet ist und zuweilen mit nicht unerheblicher Gewalt ausgespritzt wird. Es wird häufig Harn in kleinen Mengen abgesetzt, das Euter schwillt etwas an; die Milch ist qualitativ verändert. Bei gewissen Thieren treten die Brunsterscheinungen nur sehr undeutlich hervor, man nennt dies die

stille Brunst. Vielleicht besitzt auch die Hautausdünstung der brünstigen Thiere einen besonderen Geruch.

Beim mannbaren Weibe besteht an Stelle der Brunst ein eigenthümlicher, in regelmässigen Perioden (s. oben) wiederkehrender Vorgang, der mit dem Abgange von Blut und Schleim aus den äusseren Geschlechtstheilen verbunden ist und den man als **Menstruation** (Menses, Katamenien, Regel, Periode, monatliche Reinigung) bezeichnet. Die Menstruation, welche meist im 1. Viertel des Mondes, selten zur Zeit des Neumondes oder Vollmondes stattfindet, wird mit gewissen Vorboten (Molimina menstrualia, Ziehen im Kreuze, in den Lenden, in der Gegend des Uterus und der Ovarien, Mudigkeit, Blutwallungen, Wärmewechsel, Verdauungsbeschwerden u. dergl.) eingeleitet, dann folgt zunächst ein schleimiger und darauf ein blutiger Ausfluss, der 3—4, selten 8 Tage währt; zum Schlusse ist der Ausfluss wieder schleimig. Rechnet man den dem blutigen Ausfluss vorhergehenden und nachfolgenden Schleimabgang mit zur Menstruation, dann kann die Dauer derselben auf ca. 7 Tage geschätzt werden. Bei manchen Frauen sind die Menses mit grossen Beschwerden verbunden und von langer Dauer.

Das aus den Genitalien ausfliessende Blut ist venös; in Folge der Beimengung alkalischer Secrete hat es eine geringere Gerinnungstendenz als normales Blut; mitunter kommt aber das Blut auch in Klumpen zum Vorschein. Die Menge des ausfliessenden, aus der Uterusschleimhaut herstammenden Blutes beträgt in der Regel 100—200 *g*, selten 300 *g* bis $^1/_2$ *kg*. In dem aus Blut und Schleim bestehenden Menstrualausflusse findet man ausser den zahlreichen Erythrocyten auch Leucocyten, freie Kerne, Epithelzellen, kornige Massen, Fettkornchen u. dergl. Das Menstrualblut macht die Wäsche härter, als dies gewöhnliches Blut thut; das letztere macht tiefer gefärbte und schärfer begrenzte Flecke auf Leinwand und keinen farblos infiltrirten Rand. Die Ausstossung der schleimig-blutigen Flüssigkeit aus den Geschlechtstheilen besteht meist in einem einfachen Ausfliessen, ohne Beschwerden; zuweilen erfolgt sie unter Contractionen des Uterus (geringen Wehen); dies namentlich bei Gerinnungen des Blutes und bei Bildung einer Decidua menstrualis; im letzteren Falle wird eine zusammenhängende Membran aus den Geschlechtstheilen ausgestossen.

Nach der Menstruation ist der Geschlechtstrieb gesteigert. Während der Schwangerschaft und Lactation setzt die Menstruation in der Regel aus; manchmal kommt sie aber noch in der ersten Hälfte der Schwangerschaft und häufig auch schon während der Lactation vor. Die Cessatio mensium tritt im 45.—50. Lebensjahre in der Regel ein, trotzdem dann noch viele unreife Eier im Eierstock zugegen sind. (Ueber die Cession der Brunst bei Thieren siehe S. 275.)

Die mit der Ovulation einhergehende Menstruation ist, wie oben schon dargethan, nicht mit der zu einer bestimmten Jahreszeit eintretenden Brunstzeit, wohl aber mit den regelmässig, nach einer bestimmten Zahl von Tagen und Wochen wiederkehrenden Brunstperioden zu vergleichen. Die Menstruationsperioden kehren alle 28 Tage wieder; bei vielen Frauen ist die Periode kürzer oder länger (von 16—34 Tagen); bei manchen erfolgt die Menstruation ganz unregelmässig. Tritt bei milchenden Frauen die Menstruation ein, dann ist die Milch qualitativ

verändert (den Kindern oft schädlich) und wird in geringerer Menge geliefert.

Bei den Hausthieren kann von einem regelmässigen Blutabgange keine Rede sein. Allerdings kommt auch bei ihnen auf der Höhe der Brunst häufig Blutabgang vor, namentlich bei Rindern (aus den Cotyledonen) und Hunden. Der Abgang findet aber nicht regelmässig statt; die bei Rindern abfliessende Blutmenge beträgt 30—60 g. Die Angaben von Numann und Kohleis über regelmässiges Menstruiren der Thiere sind nicht zutreffend.

Die rossigen Stuten sind unruhig, trippeln hin und her, sie wiehern häufig oder quieken und entleeren oft kleine Mengen Harn, sie heben den Schweif in die Höhe, wedeln mit demselben und stellen die Füsse auseinander; die Schamspalte wird häufig geöffnet und geschlossen (»Blinken«), wobei der Kitzler vorübergehend entblösst wird; die äusseren Geschlechtstheile, incl. Euter, sind geschwollen; der stark riechende und zuweilen blutige Schleim wird unter Krümmung des Rückens und zuweilen stossweise (»Blitzen«) entleert. Die Stuten drängen sich an andere Pferde heran, beriechen dieselben u. s. w. Oft sind die Stuten sehr kitzlich. Beim Spornen bleiben rossige Stuten unter fortwährendem Blinken der Scham und Wedeln des Schweifs stehen und drängen zur Seite.

Die brünstigen Kühe sind sehr aufgeregt und unruhig, sie fressen schlecht und unregelmässig, verschmähen wohl auch die Nahrung ganz, harnen öfter, springen auf andere Thiere, selbst auf den Wärter auf, brummen und brüllen viel; der aus der geschwollenen und gerotheten Scham ausfliessende Schleim ist oft blutig gefärbt. Die Milchergiebigkeit lässt nach, die Milch ist qualitativ verändert.

Die Brunsterscheinungen bei Schaf und Ziege sind nicht sehr heftig; die Schafe blöcken, suchen den Bock auf; die Ziegen meckern und sind unruhig, versagen das Futter u. dergl. Bei beiden Thierarten sind natürlich auch die Erscheinungen der Congestion nach den Genitalien vorhanden.

Die Schweine sind sehr unruhig, oft wild; sie laufen im Stalle hin und her, grunzen viel, versuchen den Stall zu verlassen, fressen wenig und unregelmässig, springen auf andere Schweine auf und reiten auf diesen. Natürlich sind die Geschlechtstheile gerothet und geschwollen; der Ausfluss ist oft blutig. Bei der stillen Brunst besteht neben den Congestionserscheinungen an den Geschlechtstheilen nur mangelnde Fresslust. Die Brunst erreicht ihre Höhe in 12—16 Stunden.

Bei den Hündinnen ist der Ausfluss aus den Geschlechtstheilen in der Regel sehr reichlich, meist blutig und stark riechend; die Scham ist auffallend geschwollen. Die Hündinnen rutschen oft mit dem Hintertheile auf dem Boden, sie sind munter und lebhaft und suchen das Haus zu verlassen, um sich mit den Hunden herumzutreiben.

Innere Vorgänge bei der Brunst der weiblichen Thiere. Die Vorgänge erstrecken sich auf sämmtliche Geschlechtsorgane. Sie bestehen im Wesentlichen in vermehrtem Blutgehalte (Congestion) der Geschlechtsorgane, in Loslösung eines oder mehrerer Eier vom Eierstock und in vermehrter Secretion der Drüsen der Geschlechtsorgane. Die an den Eierstöcken ablaufenden Vorgänge, namentlich die der Ovulation, werden in dem Kapitel »Entwicklung« geschildert werden.

Die sämmtlichen anderen Theile des Geschlechtsapparates lassen einen erhöhten Blutreichthum erkennen, die Vulva, die Wand der Vagina,

des Uterus und der Tuba, ganz besonders aber die Schleimhaut dieser Theile ist geschwollen, geröthet und vermehrt warm. Am stärksten tritt dies an den Enden der Uterushörner, am schwächsten an der Vagina hervor. Die Tuben sind erigirt; dadurch legt sich das Abdominalende der Tuben dem Eierstock derart an, dass es denselben von der betreffenden Seite vollständig umfasst. Die Flimmerhaare der Uterusschleimhaut sind verloren gegangen; in der Uterusschleimhaut der Carnivoren bilden sich Crypten; es treten oft kleine Blutungen an der Gebärmutterschleimhaut auf, das Blut wird auf die Oberfläche, oder ganz oberflächlich in das Gewebe ergossen: ganz besonders häufig, ja regelmässig, trifft man diese Blutungen an den Cotyledonen der Wiederkäuer. Diese zeigen deshalb häufig auch Pigmentirungen, die durch liegengebliebenen Blutfarbstoff herbeigeführt worden sind. Auch bei Hündinnen erfolgen während der Brunst stets Blutungen in die Uterushöhle.

Der Blutreichthum des Uterus und der Vagina veranlasst den Eintritt leichter Contractionen dieser Organe (Wehen).

Die Uterusschleimhaut secernirt lebhaft und bedeckt sich mit einer schleimigen, weisslichen, häufig blutig gefärbten Flüssigkeit, die sich zunächst im Uterus ansammelt, um dann durch das Orificium, welches sich bei der Brunst etwas öffnet, nach aussen geschafft zu werden. Die Flüssigkeit enthält Fetttröpfchen, Rundzellen (Leucocyten), Zellen in Theilung und viele abgestossene Flimmerepithelien; sie gleicht oft der Uterinmilch. Im Falle der Befruchtung eines Eies ist sie offenbar von grosser Bedeutung.

Bei den Menschen tritt eine fettige Degeneration und Abstossen der oberflächlichen Schichten des Uterus (des Stratum epitheliale und des Stratum granulosum s. cellulare) ein; dieser Vorgang ist mit dem Stattfinden von Blutungen verbunden und führt zu den oben geschilderten, blutigen Ausflüssen aus den Geschlechtsorganen (Menstruation). Nach Beendigung der Menstruation tritt die Regeneration der verloren gegangenen Schleimhautschichten ein.

Der ganze Process gestaltet sich, wie folgt: Die Schleimhaut, welche mit Flimmerepithel bekleidet ist und ein glasiges, alkalisches Secret liefert, welches von den Flimmerhaaren gegen das Orificium bewegt wird, beginnt vor Eintritt der Menstruation unter Erhöhung des Blutzuflusses, erhöhter Transudation und wohl auch erhöhter Zellvermehrung zu schwellen, sie wird um das Dreifache, selbst Vierfache dicker, als normal, dabei auch weicher und ödematös; die Drüsenschläuche werden länger und weiter und die Lymphräume ausgedehnt. Die Schleimhaut des Cervix und der Vagina schwillt im Verhältniss zur Uterusschleimhaut nur wenig an.

Die immer stärker werdende Füllung der Blutgefässe des Uterus bedingt sowohl Diapedesis als auch Extravasationen aus den Capillaren. Das austretende Blut gelangt auf die Oberfläche, z. Th. aber auch in das Gewebe. Das Aussickern des Blutes aus der Schleimhaut kann man an prolabirten Uteri direkt beobachten.

Mit den Blutungen beginnt der Zerfall der Gewebe; es zerfallen vor Allem die Epithelzellen, sodann die Ausführungsgänge der Drüsen und die oberflächlichste Schicht des Stützgerüstes. Unter fettiger und körniger Degeneration stossen sich diese

Schichten ab und werden, gemischt mit dem Blute, nach aussen entleert. Zuweilen zerfällt die dem Untergange geweihte Schleimhautschicht nicht zu einem körnigen Detritus; es wird vielmehr die ganze abgestorbene Schleimhautschicht in Form einer zusammenhängenden Membran, als Membrana decidua menstrualis abgestossen und nach aussen entleert.

Nach erfolgter Abstossung des Abgestorbenen tritt unter Aufhoren der Blutungen das Abschwellen der Schleimhaut und die Regeneration des Epithels, der oberflächlichen Schleimhautschicht und der Drüsenhälse ein. Die Regeneration erfolgt in der bekannten Art und Weise von der Tiefe aus. Am 9. bis 10. Tage ist die Schleimhaut wieder im normalen Zustande. Nach 8—10 Tagen, also am 18. bis 20. Tage, beginnt in der Regel die neue Periode wieder.

Während der Menstruation ist der Stoffwechsel etwas geändert; die Harnstoffausscheidung ist etwas gemindert und die Innentemperatur ein wenig erhöht (um 0,5° C.).

Die Ovulation erfolgt in der Regel erst zu Ende der Menstruation; zu dieser Zeit ist auch, wie oben erwähnt, die geschlechtliche Erregung am höchsten gesteigert.

Die Menstruation und die Ovulation stehen zu einander in dem Verhältnisse, dass die erstere den Uterus zum Empfange des Eies vorbereitet. Einige Autoren meinen, dass die Schleimhaut im Zustande der Schwellung, vor Beginn der Blutung und Degeneration am geeignetsten für die Aufnahme des Eies sei; sie soll in diesem Zustande gewissermassen das Nest für das Ei bilden. Nach dieser Anschauung würde also die Ovulation so früh erfolgen müssen, dass im Falle der Befruchtung eines Eies die Menstruation unterbleiben kann. Im Gegensatze zu dieser Theorie nehmen die meisten Autoren an, dass die Schleimhaut erst nach der Menstruation für das Ei geeignet sei; sie bildet dann eine Wundfläche, in welche gewissermassen das Ei einwächst.

Die Hyperämie der Geschlechtsorgane während der Brunst ist offenbar ein Reflexvorgang, eine sogenannte Reflexhemmung, die von den sensiblen Eierstocksnerven ausgeht; vielleicht ist es der Druck der wachsenden Graaf'schen Follikel auf die Nervenendigungen im Eierstock, welcher den Reflex bedingt. Hierfür spricht, dass nach Entfernung der Eierstöcke die periodischen Congestionen zu den anderen Geschlechtsorganen aufhören.

Die Begattung.

Bei den Säugethieren, bei denen nur die sogenannte innere Befruchtung vorkommt, bezweckt die Begattung, den männlichen Samen tief in die weiblichen Geschlechtsorgane hineinzubefördern, damit derselbe, ohne schädlichen äusseren Einflussen ausgesetzt zu sein, zu der Eizelle hingelangen und diese befruchten kann. Die Einführung des Samens in die weiblichen Geschlechtsorgane geschieht in der Weise, dass das männliche Thier seinen Penis in die Vagina hineinschiebt und dann den Samen in diese oder direkt in den Uterus entleert, resp.

hineinspritzt (Ejaculation). Die Einführung des Penis in den weiblichen Geschlechtskanal kann aber nur unter Ueberwindung gewisser Hindernisse (des Verschlusses der Vulva etc.) geschehen; dazu ist aber der Penis in seinem gewöhnlichen Zustande nicht geeignet. Deshalb muss dieses Organ für die Begattung vorbereitet werden; es muss eine andere Beschaffenheit annehmen, als es vorher besass. Diese Vorbereitung des Penis zur Begattung erfolgt durch den Vorgang der Erection.

Die Erection. Die Erection besteht in einer Volumzunahme (um das 4—5fache), in Steifung und Härtung des Penis. Dieses Organ schwillt also bei der Erection an, es wird dicker, länger, steif und hart und gleichzeitig vermehrt warm; aus dem schlaffen, biegsamen Gebilde wird ein derber, fester, wenig nachgiebiger Stab. Dabei tritt der Penis bei den Hausthieren zu einem erheblichen Theile aus dem Präputium heraus.

Die Verlangerung des Penis fällt besonders bei den Wiederkäuern und Schweinen auf und zwar deshalb, weil sich bei diesen Thieren bei der Erection die Sförmige Krümmung ausgleicht.

Bei der Erection nimmt der Penis diejenige Richtung an, die für die Begattung die geeignetste ist; dies tritt besonders klar hervor, wenn man z. B. die verschiedenen Stellungen des erigirten Penis beim Menschen, beim Pferde und bei der Katze mit einander vergleicht.

Die Erection des Penis dauert so lange, wie der betreffende Nerveneinfluss anhält. Es gilt als Regel, dass nach der Ejaculation der Penis abschwillt und die Erection verschwindet. Eine Ausnahme macht der Schwellknoten des Penis des Hundes; die Erection dieses Theiles bleibt auch nach der Ejaculation noch längere Zeit bestehen.

Das Wesen der Erection besteht in einer starken Anfüllung der feineren Blutgefässe und der erweiterten venösen Räume der Corpora cavernosa des Penis, der Urethra und der Eichel. Dass dies thatsächlich so ist, kann durch künstliche Injection des Penis toter Thiere bewiesen werden. Mit der Blutstauung in den Corpora cavernosa geht zugleich eine Temperaturerhöhung daselbst und eine Steigerung des Blutdrucks in den Penisgefässen einher. Der letztere steigt auf $^1/_6$ des Carotidendrucks unter anfänglicher pulsatorischer Bewegung vorher pulsloser Gefässe.

Bei der Erection ist der Blutzufluss zu den Schwellkörpern bedeutend gesteigert; dabei sind die kleinen Arterienäste innerhalb der Schwellkörper erheblich erweitert. Es handelt sich also in erster Linie um eine active Erweiterung der kleinen Arterien, diese bedingt den erhöhten Blutzufluss und die Blutüberfüllung in den Corpora cavernosa.

Dieser Vorgang wird durch die Nervi erigentes bewirkt. Reizt man diese, dann kommt aus den angeschnittenen Corporà cavernosa, aus denen vorher das Blut nur in spärlichen Tropfen austrat, ein mächtiger, hellrother Blutstrahl heraus. Die abführenden Venen durchströmt bei der

genannten Nerven-Reizung 8 bis 15 mal mehr Blut als vorher. Die Erection beginnt am Bulbus urethrae und schreitet am Corp. cavern. urethrae und dann auch an dem Corp. cavern. penis eichelwärts vor.

Der erhöhte Zufluss allein macht aber keine vollständige, keine ganz vollkommene und ausserste Erection. Zur Ausbildung dieser gehört auch eine Behinderung des Blutabflusses aus den Corp. cavernosa. Diese kommt wesentlich durch Contraction des Houston'schen Muskels (M. compressor venae dorsalis s. ischio-urethralis), ausserdem aber auch dadurch zu Stande, dass die Venenanfänge, resp. die kleinen Venen, die in den Corp. cavernosa entspringen und sie durchsetzen, sowohl hier, als bei ihrem weiteren Verlaufe (sowohl durch die Trabekeln [in Folge der Erweiterung der Schwellräume] als durch die erweiterten Arterien u. s. w.) zusammengedrückt werden. Dazu kommt noch, dass bei der Begattung gewisse Muskeln (die Mm. bulbo- und ischio-cavernosi, der M. semitendinosus u. A.) sich energisch contrahiren und dabei die Venenstämme erheblich zusammendrücken und somit den Blutabfluss hindern. Deshalb nimmt während der Begattung die Erection noch zu.

Die Behinderung des Blutabflusses kann für sich allein niemals eine Erection hervorrufen. Bei willkürlicher Contraction der an der Harnröhre liegenden Muskeln tritt keine Erection des Penis ein. Die Erection kann aber, wenn auch nicht ganz vollkommen, selbst dann hervorgerufen werden, wenn die genannten Muskeln unthätig sind, wie dies z. B. bei curarisirten Thieren der Fall ist. Daraus ergiebt sich, dass die Steigerung des Blutzuflusses und die Erweiterung der kleinen Arterien der Schwellkörper das Wesentlichste in dem Vorgange der Erection darstellen. Die Behinderung des Blutabflusses kommt erst in zweiter Linie in Betracht.

Wir haben im Vorstehenden nur den heutigen Stand der Erectionslehre dargestellt, wonach die Erection in einer durch Nerveneinfluss hervorgerufenen, activen Erweiterung der kleinen Arterien der Corpora cavernosa besteht, ohne auf die älteren Theorien einzugehen. Dieselben sind sämmtlich experimentell widerlegt worden; dies gilt auch von der Theorie Kölliker's, nach welchem das Wesen der Erection in einem Nachlass des Tonus der glatten Muskulatur der Trabekel- und Kapselwände der Corpora cavernosa bestehen sollte.

Die Erection des Penis erstreckt sich auf seine sämmtlichen Schwellgewebe, auf die Corpora cavernosa penis, urethrae und glandis. Sie beginnt am Bulbus urethrae und endet mit der Schwellung der Eichel, insoweit eine solche bei den Hausthieren vorhanden ist (Pferd, Carnivoren). Die Eichel, welche bei der Erection sehr stark anschwillt, erreicht das Maximum der Erection stets später als der übrige Penis, und zwar stets erst nach dem Eindringen des Penis in die Vagina. Wäre dies nicht der Fall, dann würde die Immissio penis erschwert sein.

Nervöse Einflüsse. Bei der Erection dürfte es sich in der Regel um einen Reflexvorgang handeln. Derselbe wird eingeleitet durch gewisse Eindrücke auf die Sinnesnerven oder auf die sensiblen Nerven des Penis und dergleichen, aber auch durch psychische Einflüsse unbekannter Natur. Schon die einfache Gegenwart weiblicher Thiere, besonders aber der Geruch und auch der Geschmack des Brunstschleimes oder

die Reizung der sensiblen Nerven des Penis (N. pudendus), »namentlich der Nerven-Endorgane an der Eichel«, bewirken Erection des Penis.

Das Specialcentrum für den Erectionsvorgang liegt in der Medulla spinalis, und zwar speciell im Lendentheile, resp. an der Grenze zwischen Brust- und Lendenmark. Zu diesem Centrum ziehen ausser den von der Medulla oblongata und vom Grosshirn kommenden Fasern sensible Nervenäste hin, die vom Penis kommen; von ihm aus gehen die Nervi erigentes an die Geschlechtsorgane und deren Gefässe und motorische Fasern zu den Mm. bulbo- und ischio cavernosi. Die Nervi erigentes entspringen aus dem ersten und zweiten (eventuell dritten) Sacralnerven (und zuweilen mit einem Zweige aus dem Plex. mesent. inf. (s. post.), durchlaufen den Plexus hypogastricus, gelangen zur Blase und Prostata und sind bis zu den Corpora cavernosa urethrae und zur Art. profunda penis zu verfolgen; die genannten motorischen Fasern entspringen aus dem dritten und vierten Sacralnerven.

Die Reizung der Nervi erigentes bewirkt das Zustandekommen einer wenn auch nicht ganz vollständigen Erection. Dass das Centrum der Erection im Lendenmark sitzt, ergeben nicht allein directe Reizversuche, sondern vor Allem die Erfahrung, dass nach der Durchschneidung des Rückenmarks am letzten Brustwirbel noch Erectionen zu Stande kommen.

Das Lendencentrum der Erection untersteht einem in der Medulla oblongata liegenden, übergeordneten Centrum (Vasodilatatorencentrum); von diesem gehen Verbindungsfasern durch das Rückenmark zu dem Lendencentrum. Daraus erklärt es sich, dass Reizungen des Rückenmarks in der Hals- und Brustregion (durch Erstickungsblut, Muscarin u. s. w.) Erectionen zur Folge haben können.

Ausser diesen beiden Centren muss aber noch ein psychisches Centrum im Grosshirn zugegen sein. Von hier aus laufen erigirende Fasern durch die Pedunculi cerebri und die Brücke zu dem Lendencentrum. Daher kommt es, dass Reizungen der Brücke und der Schenkel Erection hervorrufen (Segalas, Budge und Eckhard).

Die psychische Thätigkeit hat einen grossen Einfluss auf das Erectionscentrum. Alle Erregungen der Geruchs-, Seh-, Geschmacks- und der Hörnerven (durch den Geruch brünstiger Thiere, den Geschmack des Brunstschleimes, durch das Sehen und Hören weiblicher Thiere) können nur durch ein Centrum in der Grosshirnrinde auf das Geschlechtsleben einwirken. Das Lendencentrum wird also nicht allein reflectorisch (z. B. von den Gefühlsnerven des Penis) erregt, sondern auch von dem Gehirn- und dem Oblongatacentrum aus.

Beim Abschneiden der Penisnerven (der Nn. dorsales penis) kommt bei Hengsten die Erection nicht mehr zu Stande (Günther, Hausmann), weil jetzt der centripetale Erregungsnerv des Erectionscentrums fehlt.

Der N. pudendus ist nicht allein Erectionsreflexnerv, sondern auch ein vasoconstrictorischer Nerv für die A. dorsalis penis. — Auch der N. dorsalis p. enthält vasomotorische Fasern

Erscheinungen der Begattung. Das männliche Thier erhebt sich auf sein Hintertheil (es steigt), lässt das Vordertheil auf das weibliche Thier

niedersinken und nähert dabei sein eigenes Hintertheil möglichst demjenigen des weiblichen Thieres. Dabei schiebt es den aus dem Präputium hervorgetretenen, erigirten Penis, der durch den M. ischio-cavernosus und den Afterruthenmuskel in die zweckentsprechende Richtung gebracht wird, bis an das Scrotum in den weiblichen Geschlechtskanal hinein. Nun wird der Penis (durch active Bewegungen des Hintertheiles des Männchens) stossweise wie ein Spritzenstempel in der Vagina hin- und hergeschoben, bis in Folge der dabei stattfindenden Friction der Eichel reflectorisch Samenerguss, die Ejaculation erfolgt. Nach der Ejaculation springt das männliche Thier von dem weiblichen wieder ab, der Penis wird schlaff und durch den Afterruthenmuskel in die Vorhaut wieder zurückgezogen.

Bei der Begattung, namentlich aber während der Ejaculation, finden krampfartige Contractionen vieler Körpermuskeln statt; durch die Contractionen des Ischio-cavernosus werden die Anfänge (resp. Enden) der Corp. cavern. an die Sitzbeine heran- und zusammengepresst; dadurch wird der Blutabfluss aus den Schwellkorpern verhindert. Dasselbe wird durch die Contraction des Semitendinosus erreicht, weil dieser die V. pudenda externa zusammendrückt.

Der Hengst pflegt vor dem Begattungsakte die Stute zu beriechen, zu wiehern, mit den Lippen zu flehmen, die Stute an verschiedenen Stellen zu kneifen, selbst zu beissen. Oft aber fallen diese Vorbereitungen auch ganz weg. Der Hengst vollzieht die Bewegung des Steigens mit grosser Lebhaftigkeit und meist unter Wiehern; er lässt dann das Vordertheil auf die Kruppe der Stute niederfallen, wobei er die Stute in der Regel in den Kamm beisst. Die Erection des Penis ist bei der Einführung desselben in die Scham noch nicht vollendet; die Vollendung der Erection geschieht erst während der Begattung (s. vorn). Der Begattungsact dauert nur verhältnissmässig kurze Zeit, 10—15—30 Sekunden.

Bei der Ejaculation, während welcher die Stossbewegungen des Hengstes sistiren, lässt der Hengst seinen Kopf auf den Hals der Stute niedersinken; gleichzeitig beobachtet man ein eigenthümliches Heben und Senken (das sogenannte Nicken) des während der Begattung gestreckt gehaltenen Schweifs. Diese Schweifbewegungen werden durch den an der Schweifwurzel entspringenden Afterruthenmuskel, der während der Erection dem Penis im stark angespannten Zustande fest anliegt, in der Art bewirkt, dass der Accelerator seminis bei seinen stossweisen Contractionen jedesmal den angespannten Afterruthenmuskel niederdrückt. Dieser zieht sonach wie ein Band den Schweif bei jeder Contraction des Accelerator nieder; bei jeder Contractionspause schnellt der Schweif wieder empor.

Nach der Ejaculation springt der Hengst sofort wieder ab, wobei meist noch einige Tropfen Sperma aus der Harnröhre abfliessen. Der Hengst erscheint abgespannt, müde, verdrossen. Nach kurzer Zeit ist er aber zu einem neuen Akte bereit. Er kann je nach Constitution und Alter täglich 6—12mal begatten; gewöhnlich gestattet man aber nur 2—4 Begattungen.

Beim Rinde dauert der Begattungsakt nur sehr kurze Zeit; oft vergeht aber einige Zeit, ehe der Bulle zum Sprunge bereit ist; wahrend dieser Zeit beriecht und beleckt er die Scham u. dergl. Der Coitus selbst besteht nur in einem einzigen, energischen Stosse mit einem kräftigen, krampfhaften Nachschube. Der Akt wird aber, namentlich auf der Weide, oft mehrmals kurz hintereinander wiederholt. Offenbar dringt bei der Begattung der Penis in den Cervix uteri ein und wird hier von dem

im Innern stark gefalteten und sehr muskulosen Cervix kräftig umfasst, sodass dadurch der Reflex zur Ejaculation gegeben wird.

Schafböcke und Ziegenböcke vollziehen die Begattung in ähnlicher Weise wie der Bulle. Der Schafbock beriecht und beschnuppert aber vorher das Mutterthier am ganzen Leibe, besonders an der Scham, streckt den Kopf in die Höhe, wobei er die Oberlippe aufkrempt, riecht gleichsam in die Luft und zieht den Brunstgeruch ein. Währenddem erigirt sich der Penis und tritt aus dem Präputium hervor. Nunmehr springt der Bock auf das Schaf, schiebt den Penis in die Vagina ein und giebt einen kurzen, vehementen und nachdrücklichen Stoss. Damit ist der Akt beendet. Offenbar ist in Folge der vorhergehenden Aufregung der Samen in dem Momente des Aufspringens des Bocks, resp. im Momente der Immissio penis schon bis zur Harnröhre befördert. Der Schafbock besitzt eine grosse geschlechtliche Leistungsfähigkeit und kann mehrere Thiere kurz hintereinander begatten.

Beim Schweine währt die Begattung im Mittel 5—6 Minuten und bietet nichts Besonderes; es ist nur zu bemerken, dass dieselbe bei derselben Sau mehrere Male stattfindet und dass dies nothwendig zu sein scheint.

Der Hund besteigt die Hündin von der Seite, nicht von hinten. Der Begattungsakt dauert an sich schon lange; dazu kommt aber noch das sogenannte Zusammenhängen der Hunde, welches 1/4—2 Stunden dauert und dadurch bedingt ist, dass der Hund seinen Penis vorher nicht aus der Vagina herauszuziehen vermag. Nachdem die Ejaculation eingetreten ist, steigt der Hund von der Hündin derart ab, dass er mit einem Beine über den in der Vagina eingeklemmten Penis hinwegschreitet. Beide Thiere kehren einander jetzt das Hintertheil zu. In Folge des Absteigens des männlichen Thieres kommt eine derartige Umlagerung der äusseren männlichen Geschlechtsorgane desselben vor (die Hoden liegen jetzt über dem Penis), dass die Peniswurzel zusammengepresst und dadurch die Erection verlängert, dass das weitere Einfliessen von Secreten der männlichen Geschlechtsorgane in die Vagina erleichtert und befördert wird. Ob der Penisknochen, der den vorderen Theil des Penis gestreckt und steif und damit die Harnröhre gerade erhält, eine besondere Bedeutung bei dem »Zusammenhängen« der Hunde hat, ist unbekannt.

Ursache des Zusammenhängens. Die eigentliche Ursache ist darin zu finden, dass nach der Ejaculation der sogenannte Schwellknoten der Eichel, welcher im erigirten Zustande eine sehr starke Wulst bildet, nicht sofort, sondern erst nach längerer Zeit und ganz allmählich abschwillt. Dieser dicke Knoten verhindert das Herausziehen des Penis aus der Vagina und bedingt es, dass die Hunde bei der Begattung längere Zeit so innig vereinigt sind, dass sie sich nicht trennen können.

Die Eichel des Hundes ist ausserordentlich lang und besitzt als Grundlage einen hohlsondenartigen Knochen, den Penisknochen. Man muss an der Eichel, resp. an dem Schwellgewebe derselben, zwei Theile, den oralen, cylindrischen Spitzenschwellkörper und den aboralen, kugeligen Schwellkörper (Eichelwulst, Schwellknoten, Bulbus glandis) unterscheiden.

Der Schwellknoten besitzt grosse Schwellräume, starke elastische Septa und eine sehr elastische Kapsel. In die Schwellräume ergiessen sich solche Venen, die aus dem Spitzenschwellkörper und aus dem Corp. cavern. urethrae und solche, die aus dem Capillarnetze der Balken und der Hülle herstammen. Mit dem Spitzenschwellkörper steht der Schwellknoten parenchymatös nicht in Verbindung. Beide Schwellkörper sind nur durch die grossen Venen verbunden, welche aus dem Spitzenschwellkörper entspringen und sich in den aboralen Schwellkörper ergiessen.

Aus dem Schwellknoten entspringen direkt die beiden starken Venae dorsales penis. Diese verlaufen caudal und vereinigen sich nahe dem Arcus ossium pubis mit

der V. profunda penis, die aus dem Corp. cavern. penis kommt, und nehmen dann die V. perinaei auf. Der gemeinsame Stamm verläuft über den Arcus ossium pubis in die Beckenhohle. Bei dem Zusammenhängen der Hunde werden offenbar die Vv. dorsales penis derart zusammengedrückt, dass der Blutabfluss nur langsam stattfinden kann. In dem geschilderten anatomischen Verhalten der Eichel des Hundes ist die Ursache des langsamen Abschwellens, resp. der langen Dauer der Anschwellung des Schwellknotens zu erblicken. Das bei der beginnenden Abschwellung des Penis aus dem Spitzenschwellkörper der Eichel in grosser Menge abstromende Blut gelangt nicht direkt mit den Venen weiter in grosse Venenstamme; es tritt vielmehr langsam in die Schwellräume des Schwellknotens ein und kann aus diesen nur langsam abfliessen. Dies ist die Ursache davon, dass die Erection des Schwellknotens nicht so rasch verschwinden kann, sondern länger bestehen bleiben muss, als die Eichelerection bei anderen Thieren Dadurch, dass nun der Hund von der Hündin absteigt und dass dadurch die Vv. dorsales zusammengedrückt werden, muss die Dauer der Schwellung weiterhin verlängert werden.

Bei den Katzen nehmen die Vorbereitungen zum Begattungsakte viel Zeit in Anspruch. Sobald diese beendigt sind, springt der Kater plotzlich mit allen vier Füssen auf die Katze, drückt sie mit dem Vordertheile nieder und hält sich mit den Krallen fest. Die Katze hält dabei die Hinterbeine weit nach hinten und breit auseinander, sodass die Vulva ziemlich nach oben sieht. Der Penis dringt fast senkrecht von oben nach unten in die Vulva ein. Die Bewegungen des Penis in der Vagina bereiten der Katze Schmerzen in Folge der hornigen Stacheln, die sich an der Eichel des Katers befinden. Der eigentliche Begattungsakt dauert nicht sehr lange.

Reflexvorgänge bei der Begattung. Der erigirte Penis füllt bei der Begattung den Scheidenkanal ganz aus und reicht bis an die Vaginalportion des Uterus oder bis in den Cervix uteri hinein; diese volle Ausfüllung der Vagina wird besonders dadurch erreicht, dass sich die Erection des in die Vagina eingeführten Penis daselbst noch steigert und zwar durch die Contraction der Mm. bulbo- und ischio-cavernosi und des Houston'schen Muskels und vielleicht sogar noch durch den Druck der Clitoris gegen den Penis und durch die Contraction des Constrictor cunni und der Vorhofmuskulatur, welche den Penis einschnüren. Auch die Clitorisschwellung steigert sich während der Begattung dadurch, dass der Penis auf das Vestibulum vaginae drückt und dadurch vermehrte Blutstauung in der schon erigirten Clitoris bedingt. (Bei den Hunden dürfte keine Erection der Clitoris vorkommen, weil dieselbe kein Schwellgewebe enthält, sondern nur aus Fettgewebe besteht.)

Die durch die geschilderten Verhältnisse bedingte, innige Berührung des Penis mit der Wand der Scheide, des Vorhofs und der Scham (incl. Kitzler) erklärt es, dass bei den Begattungsbewegungen — dem Hin- und Herschieben des Penis — eine Erregung der Nervenenden der männlichen und weiblichen Geschlechtsorgane und zwar besonders der Nervenendapparate, die sich an der Eichel und an der Clitoris finden, eintritt. Diese Nervenerregung bewirkt die höchste Wollustempfindung und den Eintritt gewisser Reflexbewegungen bei beiden Geschlechtern. Die letzteren bewirken den Samenerguss (Ejaculation) beim Männchen und, ausser Anderem, zweckentsprechende Aufnahme und Weiterbeförderung des Samens beim Weibchen.

Beim Männchen treten stossweise Contractionen der Mm. ischio- und bulbo-cavernosi ein; diese treiben das Blut nach der Eichel und behindern den venosen Abfluss. Die Gefässfüllung greift auch auf den Blasenhals über, der dadurch total geschlossen wird, und weiterhin auch auf die accessorischen Geschlechtsdrusen und die Vasa deferentia; diese Theile werden dadurch zur Entleerung ihres Inhaltes angeregt (Hensen). Sobald diese Secrete mit dem Hodensecret in gewisser Menge in die Harnröhre ergossen sind, erfolgt das Ausstossen derselben durch den Accelerator seminis und andere Muskeln. Es werden beim Menschen 1—6, bei den grossen Hausthieren 30—60 *ccm* Samen ergossen. Die Reproduction desselben erfordert beim Menschen 3–4 Tage.

Die **Ejaculation** der Männchen zerfällt in zwei Phasen, nämlich in die Beförderung des Samens aus den Hoden und den accessorischen Organen bis in die Harnröhre und die eigentliche Ausstossung aus der Harnröhre nach aussen.

Das erstere geschieht nicht nur kurz vor, resp. bei der Begattung, sondern auch in den Zwischenzeiten. In diesen Zeiten wird der gebildete Samen sowohl von dem nachrückenden, neu producirten Secrete, als durch die Flimmerbewegung in den Nebenhoden und durch die Peristaltik der Vasa deferentia allmählich harnröhrenwärts geschafft. Er wird z. Th. auf dem Wege der Pollutionen, vielleicht auch mit dem Harn entleert und z. Th. resorbirt.

Bei der Begattung, bei welcher eine Anfüllung der Vasa deferentia und der Geschlechtsdrüsen mit Secreten besteht, tritt ausser der Contraction des Cremaster, der Tunica dartos und der muskulösen Tunica propria des Pferde- und Menschenhodens eine lebhaftere Peristaltik der Vasa deferentia und eine lebhafte Contraction der Musculatur der accessorischen Drüsen ein, sodass der Samen in grösserer Menge und schnell in die Harnröhre ergossen wird. Sobald dies geschieht, tritt die zweite Phase der Ejaculation ein, indem sich alle an der Harnröhre gelegenen Muskeln (Bulbo-cavernosus, Ischio-urethralis, Ischio-glandularis, Accelerator seminis) stossweise contrahiren. Dass dabei der Samen nur den Weg zur Harnröhrenmündung und nicht auch den in die Harnblase einschlägt, findet in dem absoluten Abschluss der letzteren durch Contraction des Sphincter vesicae (Hensen) und in der bei der Brunst und Begattung vorhandenen Schwellung (Erection) des Caput gallinaginis seine Ursache.

Während der Ejaculation contrahiren sich ausser den erwähnten auch noch andere Muskeln (der Ischio-cavernosus, die Streckmuskeln der Hinterschenkel u. s. w.), ohne dass diese aber einen direkten Einfluss auf die Ejaculation haben.

Die Ejaculation ist mit einem hochgradigen Wollustgefühl und mit momentanem Aufhören des Bewusstseins verbunden, sodass die männlichen Thiere für Schläge, Nadelstiche u. dergl. Eingriffe unempfindlich sind.

Nervöse Einflüsse bei der Ejaculation. Die Ejaculation ist ein reflectorischer Vorgang, der durch die Erregung der sensiblen Nerven des

Penis und der an demselben vorhandenen Nervenendorgane eingeleitet wird. Das Centrum (Centrum genito-spinale) für diesen Vorgang liegt im Lendenmark (beim Kaninchen am vierten Lendenwirbel) und seine anregenden Nerven sind die sensiblen Penisnerven (N. dorsalis penis). Die motorischen Fasern liegen in der Bahn der Sacral- und Lumbalnerven; die für den Samenleiter verlaufen mit dem 4. und 5. Lumbalnerven, treten in den Grenzstrang des Sympathicus und von hier aus zu dem Vas deferens. Die Fasern für den M. bulbo-cavernosus liegen im 3. und 4. Sacralnerven (Nn. perinei).

Von dem genannten Centrum gehen auch motorische Fasern zur Blase und zum Mastdarm.

Zum M. cremaster gehen Fasern vom N. lumbo-inguinalis.

Das Ejaculationscentrum empfängt normaler Weise seine Anregung nur von den centripetalen Penisnerven.

Reflexbewegungen bei den weiblichen Individuen. Bei den Weibchen kommt auf der Höhe der Begattungserregung ein reflectorischer Vorgang zu Stande, der eine gewisse Aehnlichkeit mit der Ejaculation hat. Derselbe besteht in reflectorischen Bewegungen der weiblichen Geschlechtsorgane. Es beginnt nämlich von den Tubenenden aus eine peristaltische Bewegung, die bis zum Cervix uteri vorschreitet und die Entleerung einer gewissen Menge Schleim aus dem Uterus in die Vagina zur Folge hat. Dieser Bewegung folgen Bewegungen der Vaginalwand und rhytmische Contractionen des Sphincter cunni und der Vorhofmusculatur. Hierbei tritt auch eine Entleerung der Bartholin'schen Drüsen ein. Zum Zustandekommen der Befruchtung sind diese Reflexbewegungen nicht nothwendig. Sie kommen auch nicht bei jeder Begattung, sondern nur dann vor, wenn die Begattungserregung beim weiblichen Individuum eine sehr bedeutende ist.

Aufnahme des Samens durch das weibliche Individuum Bei den Wiederkäuern und Schweinen soll der Penis direkt in den Muttermund eindringen (Gunther, Hausmann) und sonach der Samen direkt in die Uterushöhle ergossen werden. Man fand bei Schafen direkt nach der Begattung den Samen bereits im Uterus.

Bei den Thierarten, deren Penis mit einer echten Eichel ausgestattet ist (Mensch, Pferd, Hund), kann dieses Organ nicht in den Cervix eindringen. Der Samen wird deshalb zweifellos in der Regel in die Vagina ergossen; unter günstigen Verhältnissen kann allerdings auch bei diesen Thieren durch den Druck, den das spritzen-stempelartige Wirken des die Vagina ganz ausfüllenden Penis auf den ergossenen Samen ausübt, ein Theil des Samens in das bei der Begattung etwas geöffnete Orificium hineingepresst werden. Die Hauptmenge des Samens befindet sich aber in der Vagina; davon fliesst ein Theil nach der Begattung nach aussen ab oder wird herausgepresst. Wie gelangt nun aber der in der Vagina verbliebene Samen in den Uterus?

Die Beförderung des Samens aus der Vagina in den Uterus erfolgt

1. durch die Eigenbewegungen der Samenfäden, 2. durch Contractionen der Vagina, 3. durch saugende Wirkung des Uterus.

1. Es ist zweifellos, dass die Samenfäden activ in den Uterus eindringen können, namentlich dann, wenn Schleimfäden von der Portio vaginalis uteri niederhängen, an denen entlang sich die Samenfäden bewegen können. Dieser Vorgang findet ziemlich schnell statt; nach ca. 24 Stunden haben die in der Scheide verbliebenen Samenfäden ihre Beweglichkeit eingebüsst.

2. Die Contractionen der Vagina sollen den Samen in den Uterus befördern können; eine grosse Bedeutung dürfte ihnen aber nicht zukommen.

3. Das Aufsaugen des Samens durch den Uterus soll in folgender Weise stattfinden. In Folge der oben erwähnten Bewegungen des Uterus bei der Begattung schiebt sich derselbe gegen die Vagina hin, wobei er kleiner und wobei sein Lumen in Folge der stattfindenden Schleimauspressung verengt wird. Bei der der Contraction folgenden Erschlaffung weicht der Uterus in seine ursprüngliche Lage zurück und vergrössert sich dabei; in Folge dessen wirkt er ansaugend auf die in der Vagina vorhandene Flüssigkeit. Beck hat bei einer Frau mit Uterusvorfall beobachtet, dass bei geschlechtlicher Erregung der Frau der Uterusmund in ca. 12 Secunden 5—6 mal hintereinander schnappende Bewegungen machte, worauf sich das Ostium einzog. Der in den Uterus gelangte Samen wird durch antiperistaltische Bewegungen des Uterus und der Tuben gegen die Ovarien hin befördert. Hierbei dürfte die Eigenbewegung der Samenfäden unterstützend wirken. Die Beförderung des Samens erfolgt sehr rasch; 1 Stunde nach der Begattung fand man bereits Samen im Eileiter und 2—3 Stunden post coitum schon am Ovarium.

Sehr erethische weibliche Thiere befinden sich nach der Begattung oft noch in einem solchen Reizzustande, dass sie den Samen durch Drängen nach aussen entleeren und damit den Eintritt des Samens in den Uterus und die Befruchtung verhindern

Zum Eintrit des Samens in den Uterus sind die erwähnten Functionen der Vagina und des Uterus durchaus nicht nothwendig. Dies lehren zahlreiche Beobachtungen über Befruchtungen und Schwangerschaften ohne stattgehabte Immissio penis. Man hat vielfach den Eintritt von Schwangerschaft in solchen Fällen beobachtet, in denen das Eindringen des Penis in die Vagina wegen pathologischer Zustände (partielle Verwachsung der Vulva und Vagina u. dergl.) absolut unmöglich war. Auch bei unverletztem Hymen sind Fälle von Schwangerschaft beobachtet worden.

Künstliche Befruchtung bei Säugethieren. Die Beobachtungen über künstliche Befruchtungen bei anderen Wirbelthieren sind ausserordentlich zahlreich; man hat gefunden, dass der Samen dieser Thiere noch befruchtend wirkt, wenn er sehr bedeutend, bis auf das 9000fache, verdünnt wird. Zur Befruchtung genügt bekanntlich 1 Samenfaden. Auch bei Säugethieren und Menschen ist die künstliche Be-

fruchtung mehrfach ausgeführt worden, indem man den verdünnten und warmen Samen mit erwärmter Spritze in die Vagina des brünstigen Thieres einspritzte und damit den Eintritt einer Befruchtung erzielte. Die erste sichere Beobachtung einer künstlichen Befruchtung, und zwar bei einer Hündin, stammt von Spallanzani. Es ist sonach bewiesen, dass die Begattung für die Befruchtung unwesentlich ist. Sobald der Samen im lebensfähigen Zustande in die weiblichen Geschlechtstheile eingebracht wird, kann die Befruchtung erfolgen, und sie erfolgt, sobald der Samen mit einem reifen Ei in Beruhrung kommt und keine anderen Befruchtungshindernisse vorliegen. — Im Anschlusse an die künstliche Befruchtung sei noch erwähnt, dass die männlichen Hausthiere, namentlich wenn sie nicht genügend Gelegenheit zur Begattung haben, oft dem Laster der Onanie (Masturbation) verfallen.

Entwicklung.

Von

Dr. R. Bonnet,
Professor in Würzburg.

Anorganische Individuen (z. B. Crystalle) entstehen durch Ansammlung gleichartiger Molecüle nach bestimmten Gesetzen um einen gemeinsamen Mittelpunct. Sobald ein Crystall in mathematisch bestimmbarer Form vorhanden ist, bleibt diese dieselbe, wenn auch das Individuum noch so sehr an Grösse zunimmt. Jedes Wachsthum der Anorgane beruht somit blos auf Apposition neuer Molecüle von aussen her.

Organische Individuen dagegen entwickeln sich. Ihr Wachsthum geschieht durch Intususception und führt nicht nur zu einer Grössenzunahme, sondern auch zu einer Veränderung der Form.

Die Lehre von den Formveränderungen, welche ein Organismus von seiner Entstehung im Ei bis zur vollendeten Ausbildung durchläuft und zugleich von den diese Formveränderungen bestimmenden Gesetzen heisst Ontogenie oder Entwicklungsgeschichte des Individuums. Soweit sie nur die Entwicklung innerhalb der Eihäute berücksichtigt, wird sie als Embryologie[1]) bezeichnet.

Der Entwicklung des Individuums steht die Entwicklung der Thierstämme (Phylen), die Phylogenie gegenüber. Ontogenie und Phylogenie sind nebst ihren Hilfswissenschaften der vergleichenden Anatomie und der Paläontologie Disciplinen der Entwicklungslehre, die den genealogischen Zusammenhang der Lebewesen auf der Grundlage der Descendenzlehre und ihre allmähliche Umbildung Hand in Hand mit fortschreitender Vervollkommnung erörtert.

Alle in der Ontogenie auffallenden Entwicklungserscheinungen spielen sich in letzter Instanz als Wachsthums- und Vermehrungsvorgänge an den Zellen ab, die durch wiederholte Theilung der befruchteten Eizelle geliefert, nachträglich den Embryo und seine Anhänge aufbauen.

---

1) *εμβρυον* = ein von den Eihäuten noch umschlossenes Thier; Fotus = ein aus den Eihäuten herausgenommenes oder neugeborenes Thier.

An dem, durch die Eifurchung entstandenen, anscheinend aus gleichartigen Elementen bestehenden Zellenklumpen kommt es sehr bald gemäss dem Princip der physiologischen Arbeitstheilung zu histologischen Differenzirungen, die zur Bildung der Keimschichten und Gewebe und in Folge von ungleichem Wachsthum, Faltenbildungen, Lageveränderungen, Continuitätstrennungen und Verwachsungen zur Anlage der Organsysteme und der embryonalen Leibesform führen.

Je junger der Embryo, in um so rascherem Tempo folgen diese Vorgänge aufeinander. Bei den grösseren Hausthieren drängen sich die wichtigsten Umgestaltungen etwa auf die ersten drei bis vier Wochen des embryonalen Lebens zusammen. Die in dieser kurzen Zeit nahezu vollständig vollendete Anlage der Leibesform und der meisten Organsysteme wird durch die beträchtlich langere Zeit in Anspruch nehmenden Wachsthumsvorgänge bis zur Geburt in die definitive Form übergeführt.

Die während der Entwicklung eines Säugethieres auffallenden, zum Theil höchst eigenthümlichen, einander ablösenden Embryonalformen kehren im Princip bei den Embryonen aller Wirbelthiere wieder und liefern den Beweis, dass ihre Aufeinanderfolge durch bestimmte allgemein gültige Gesetze bedingt wird.

Es hat sich gezeigt, dass gewisse von höheren Thieren während ihrer Entwicklung durchlaufene Stadien Zuständen entsprechen, mit welchen die Entwicklung niederer Thiere vielfach abschliesst. Je jünger ein Entwicklungsstadium eines höheren Organismus, um so einfacher ist seine Organisation, einem um so tiefer in seiner Organisation stehenden fertigen Organismus entspricht dieselbe vielfach. Je älter dagegen der Embryo, um so complicirter ist sein Bau, um so ähnlicher wird er den fertigen Formen höher stehender Thiere. Die im Verlaufe der Ontogenie auftretende Reihe von Entwicklungsformen weist in überzeugendster Weise die Verwandtschaft der einzelnen Thierspecies untereinander nach.

Das Auftreten der in der Ontogenie aufeinanderfolgenden Entwicklungstypen ist bedingt durch Vererbung und Anpassung. Die Vererbung zwingt den vollkommeneren und neueren Organismus eine Reihe von Formen zu wiederholen, welche seine Vorfahren, also ganze Generationen oder Thierstämme, in ihrer Stammesentwicklung durchlaufen haben. Die Ontogenie ist eine abgekürzte und theilweise unvollständige Wiederholung der Phylogenie.

Die Ontogenie jedes Wirbelthieres setzt mit der Befruchtung des Eies ein, das dann durch fortgesetzte Theilung einen Klumpen scheinbar gleichartiger Zellen liefert. Mit der Umbildung dieses Zellenklumpens zur Keimblase ist der Keim zu einem höheren aber noch ungegliederten Organismus geworden, der sich sehr rasch in die Embryonalanlage und ihre Anhänge sondert und mit dem Auftreten einer Segmentirung Wirbelthiercharacter annimmt. Die Chorda dorsalis, die primitive Hirngliederung, die zeitweilig bestehende Cloake, die am Kopfe entstehenden Kiemenbogen und Kiemenspalten u. A. m. deuten auf Verhältnisse,

die bei niederen Wirbelthieren definitive sind und sich zeitlebens erhalten, bilden aber für die höheren Wirbelthiere nur Durchgangsstadien die — theilweise auf dem Wege des Functionswechsels, wie z. B. die Kiemenbogen und -Spalten — neuen complicirteren Leistungen entgegengeführt oder ganz oder theilweise rückgebildet werden (rudimentäre Organe). Aehnliche Aenderungen in der Function der Eihäute und das Auftreten von neuen Anhangsorganen (Amnion, Allantois) neben älteren functionslos gewordenen (Dottersack) bedingen ebenso wie die typische Ausbildung der Extremitäten, eines Haarkleides, der Milchdrüsen und anderer Organsysteme schliesslich den characteristischen Säugethiertypus.

Niemals aber wiederholt der Embryo höherer Thiere die ganze luckenlose von seinen Vorfahren durchlaufene Formenreihe in allen Einzelheiten, sondern nur theilweise und in ihren wichtigsten Grundzügen. Dabei ist die Dauer des Bestehens der einzelnen Formen eine sehr wechselnde.

Die frühest erworbenen und älteren Stadien werden vielfach nur andeutungsweise und flüchtig recapitulirt oder fallen ganz aus, während spätere, neuere, dem fertigen Zustande ähnlichere, längere Zeit oder dauernd bestehen bleiben.

Mit der Geburt ist die individuelle Entwicklung keineswegs vollständig abgeschlossen. Zwar treten gegen Ende des Embryonallebens die gestaltenden Vorgänge zurück gegen das Wachsthum des Angelegten, doch vollziehen sich sofort nach der Geburt noch wichtige Umgestaltungen am Kreislaufs- und Respirationsapparate bedingt durch die Luftathmung und spielen sich in allen Organsystemen ohne Ausnahme Veränderungen ab, die mit steten Schwankungen in den Proportionen des Körpers bis ins Alter hinein gepaart, den Organismen das unverkennbare Gepräge der Altersdifferenzen aufdrücken und die thierische Form in steter Veränderung zeigen.

Bis zur Geburt kommt im bunten Wechsel der embryonalen Formen vorwiegend Ererbtes zum Ausdruck, nach derselben bedingen die in der Aussenwelt wirksamen Einflüsse neue Veränderungen am Organismus, der sich ihnen anzupassen sucht. Die durch Anpassung am Organismus entstandenen Aenderungen vererbt dieser wieder auf seine Nachkommen.

So fügt jedes Individuum der von seinen Vorfahren überkommenen theilweise nutzlos gewordenen und allmählich der Ausmerzung unterliegenden Erbschaft (rudimentäre Organe) neue, während seiner Existenz erworbene Eigenschaften zu und überträgt beide auf seine Nachkommen. Vererbung und Anpassung bilden somit neben anderen zur Zeit noch weniger bekannten Factoren das formbildende Princip des im steten Flusse befindlichen thierischen Körpers.

— —

I. Hauptstück: Entwicklung der Leibesform.

A. Befruchtung und Furchung.

I. Kapitel: Von den Keimzellen.

Bei allen Wirbelthieren ist die Entwicklung eines neuen Individuums bedingt durch die Vereinigung der männlichen und weiblichen Keimzellen, der Samen- und Eizelle.

1. Die weibliche Keimzelle, das Ei.

Die Eier der Wirbelthiere gehören zur Gruppe der einfachen, aus einer einzigen Zelle sich entwickelnden Eier.

Die Eier sind die grössten meist kugeligen thierischen Zellen.

Der Zellkörper wird als Eileib oder Dotter, der Kern als Keimbläschen, die ein- oder mehrfach vorhandenen Kernkörperchen werden als Keimflecken bezeichnet.

Der ursprünglich homogene, bei stärkeren Vergrösserungen nur feingranulirt erscheinende, rein protoplasmatische und farblose Eileib kann in Gestalt von Fetttröpfchen (siehe Fig. 6) oder Eiweisskörnern, Dotterplattchen etc. ein Reservematerial als Nahrung für die bei der weiteren Entwicklung gebildeten Zellen in sich aufspeichern und durch gleichzeitige Ablagerung von Pigmenten gewisse Färbungen erhalten (Eier vieler Fische, Amphibien, Reptilien und Vögel).

In bedeutender Menge im Eileib angehauft, können diese Reservestoffe zu einer mehr oder weniger auffalligen Verlagerung des Eiprotoplasmas und des in demselben enthaltenen Keimbläschens führen. Unter allen Verhältnissen aber sind das Protoplasma und das Keimblaschen als die bei der Entwicklung activen Substanzen, deshalb auch Bildungsdotter genannt, scharf von dem in den Eileib aufgenommenen und sich nur passiv verhaltenden Nährmaterial oder dem Nahrungsdotter (Deutoplasma) zu unterscheiden.

Das Keimbläschen, das grösste thierische Kerngebilde, liegt ursprüglich in der Mitte des Eileibs und setzt sich wie jeder Zellkern aus einer Kernmembran und dem in derselben ausgespannten, mehr oder weniger dichten nucleinhaltigen und leicht färbbaren chromatischen Kerngerüste zusammen, dessen Maschen die ungeformte etwa zähflüssig zu denkende und in den meisten Tinctionsmitteln nicht färbbare oder achromatische Substanz oder der Kernsaft erfüllt.

Die an Zahl und Grösse wechselnden, im chromatischen Kerngerüste hängenden Keimflecken sind von kugeliger Gestalt, homogenem Aussehen und enthalten ebenfalls Nuclein.

Die ursprünglich nackten Eier erhalten noch im Eierstocke sogenannte primäre Hüllen, welche entweder vom Ei selbst ausgeschieden werden (Dotterhaut) oder von den dem Eie aufsitzenden Follikelepithelien dem Ei als Eikapsel (Oolemma, Zona pellucida) aufgelagert werden.

Secundäre Eihüllen schliessen dagegen das bereits mit primären Hüllen versehene Ei nach seiner Lösung aus dem Eierstocke als Ausscheidungen der die Eileiter oder den Uterus auskleidenden Schleimhautsysteme oder als zellige Wucherungen der letzteren ein.

Die Eier der verschiedenen Wirbelthiere zeigen nach Grösse, Bau und Farbe mannigfache aber nicht principielle Unterschiede. Die ausserordentlich schwankende Grösse der verschiedenen Wirbelthiereier ist bedingt durch die wechselnde Menge des im Eileib angesammelten Nahrungsdotters. Man denke nur an die Extreme: an das mit blossem Auge eben noch als kleines Kügelchen sichtbare Eierstocksei der Säuger und an das gewaltige Ei eines Vogels, etwa des Strausses!

Nur der Dotter oder der vulgär als Eigelb bezeichnete Theil des Vogeleies entspricht, aus dem Bildungs- und dem sehr reichlichen Nahrungsdotter zusammengesetzt, dem Ei der Säugethiere. Eiweiss, Schalenhaut und Kalkschale sind secundäre, dem Eie erst im Eileiter respective Eihälter umgelagerte Hüllen.

Der Nahrungsdotter liegt entweder mehr oder weniger gleichmässig im Eiprotoplasma vertheilt, Eier mit diffusem Nahrungsdotter, oder es hat sich unter beträchtlicher Zunahme des Nahrungsdotters eine Ungleichmässigkeit in der Vertheilung des Bildungs- und Nahrungsdotters ausgebildet, wodurch die den Nahrungsdotter umhülsende protoplasmatische Rinde an einem Pole des Eies scheibenförmig verdickt das excentrisch verlagerte Keimbläschen enthält: Eier mit polständigem Nahrungsdotter. Der das Keimbläschen enthaltende, aus einer Anhäufung von Bildungsdotter bestehende Pol, wird als animaler oder Keimpol von dem ihm gegenüberliegenden vegetativen, Dotterpol oder Gegenpol, unterschieden. Zwischen beiden befindet sich in der Mitte der Eiäquator (s. Fig. 12).

Die Knochenfische, Amphibien, Reptilien und Vögel besitzen Eier mit polständigem Nahrungsdotter. Das ursprünglich mit bedeutendem polständigen Nahrungsdotter versehene Ei der eierlegenden Säuger (Schnabelthier, Ameisenigel) ist allmählich unter Reduction des Nahrungsdotters und stetiger Verkleinerung in den Typus der Eier mit spärlichem diffusen Nahrungsdotter übergeführt worden. Massgebend hierfür war deren Entwicklung im Uterus, welcher an Stelle des Nahrungsdotters die nöthige Nahrungszufuhr zum Eie übernahm.

Das Eierstocksei der Säuger

wurde im Gegensatze zu den längst bekannten grösseren Eiern der übrigen Wirbelthierklassen wegen seiner Kleinheit lange übersehen und erst im Jahre 1827 im Eierstock der Hündin entdeckt. Vor dieser Entdeckung hatte man fälschlich die Eisäckchen oder die Graaf'schen Follikel des Eierstocks für die Säugethiereier gehalten. Sie sollten dieser irrigen Meinung nach bei der Begattung ihren flüssigen Inhalt in den Eileiter und Uterus ergiessen und aus der Follikelflüssigkeit sollte sich dann in Folge der Befruchtung der Embryo bilden.

Das Eierstocksei der Säugethiere besteht aus durchsichtigem feinkörnigen Protoplasma mit einer je nach der Thierart und dem Alter des Eies wechselnden Menge eingelagerten Nahrungsdotters

in Gestalt von Fetttröpfchen und Eiweisskörnchen. Je fettreicher, um so dunkler erscheint das Ei wegen seiner Undurchsichtigkeit im durchfallenden, um so weisser im auffallenden Lichte.

Sehr fettreich sind die Eier der Katze, des Hundes und des Schweines. Auch bei den Wiederkäuern enthalten sie mitunter sehr reichliches Fett. In grösseren Ovarialeiern des Schafes fand ich neben Fetttröpfchen oft an 100—150 eigenthümliche kugelige 2—6 μ grosse, zum Nahrungsdotter gehörige glänzende Eiweisskörper.

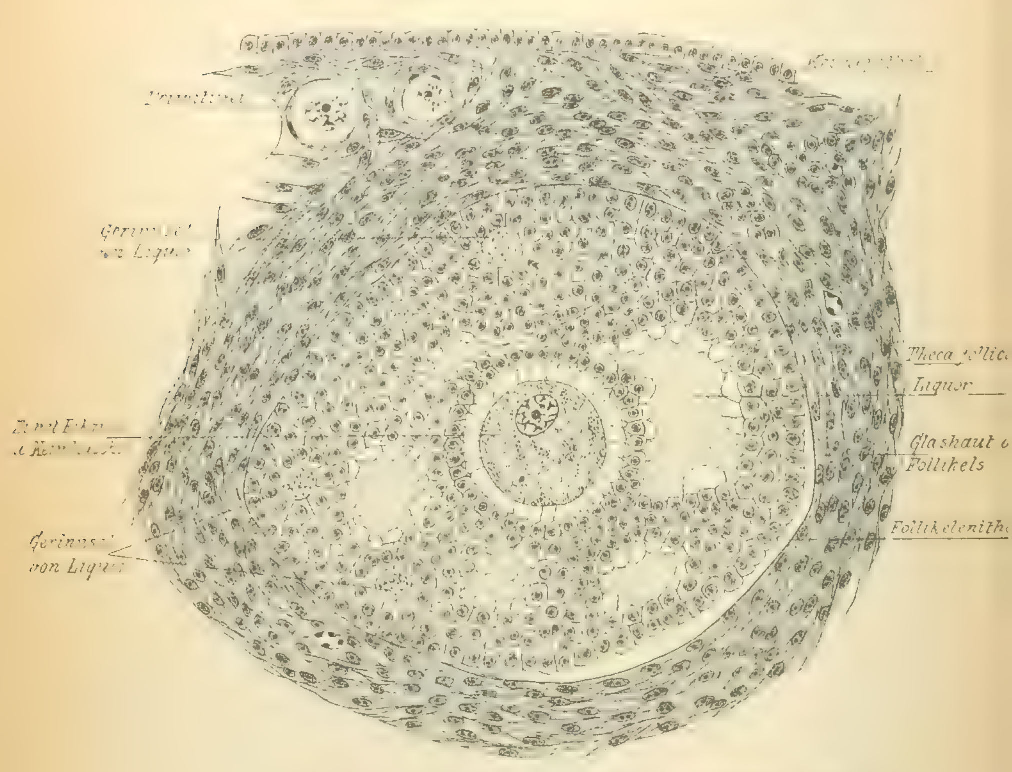


Fig. 1. Eifollikel eines erwachsenen Kaninchens. Vergrösserung $^{220}/_1$.

Das Keimbläschen enthält in einem deutlichen Kernnetze meist einen grösseren, mitunter mehrere kleinere Keimflecke. Die Säugereier besitzen im Ovarium niemals eine Dotterhaut. Die den Eileib umhüllende Eikapsel ist eine Ausscheidung der Follikelepithelien. Da die Kapsel im optischen Durchschnitt betrachtet den Eileib wie ein glänzender durchsichtiger Gürtel umgiebt, ist sie auch Zona pellucida genannt worden. Die Eikapsel erweist sich bei starker Vergrösserung als radiär gestreift. Diese Streifen sind der optische Ausdruck einer Menge die Eikapsel der Dicke nach durchsetzenden Canälchen, in denen feine bis zum Eileib reichende, mitunter verästelte Fortsätze der dem

Ei aufsitzenden Follikelepithelien stecken, welche dem Eileib Nahrung zuführen.

Vielfach findet man in Ovarialeiern der Säugethiere (Hund, Kaninchen) Zellen, eingewanderte Leucocyten, welche das abgestorbene Ei zerstoren. Die Zahl solcher schon im Ovarium zu Grunde gehender Eier und Follikel ist eine sehr grosse; an ihrer Stelle bilden sich bindegewebige Narben oder wechselnd grosse kein Ei mehr enthaltende Cysten (Pferd). Ausserdem kann ich das Vorkommen freier, neben dem Keimbläschen im Eileib befindlicher Kerne verzeichnen, deren Bedeutung zur Zeit noch nicht mit Sicherheit erkannt ist.

2. Die männliche Keim- oder Samenzelle.

Der bei der Begattung ejaculirte Samen besteht einmal aus dem Secrete der accessorischen Drüsen des männlichen Generationsapparates und dann aus den in diesem Drüsensecrete suspendirten Samenzellen. Letztere allein sind die activen bei der Befruchtung wirksamen Samenbestandtheile. Die Secrete der Samenblasen, Prostata, Cooper'schen Drusen dagegen sichern nur als Vehikel die Ueberführung der winzigen Samenzellen in die weiblichen Generationsorgane und erhöhen theilweise deren Bewegungsfähigkeit. Die im Gegensatze zu den grossen Eizellen stets mikroskopisch kleinen Samenzellen heissen wegen ihrer linearen Form auch Samenfäden. Sie werden von den Epithelzellen der Hodencanälchen durch wiederholte Theilung in sehr complicirter, noch keineswegs übereinstimmend geschilderter Weise durch Theilung gebildet.

Jede Samenzelle entspricht einer modificirten einwimperigen Geisselzelle, an welcher der Kopf, das Mittelstück, das Uebergangsstück und der Schwanz unterschieden wird.

Der Kopf besitzt bei den Haussäugethieren im Allgemeinen etwa die Form eines flachen birnförmigen oder lanzettförmigen, mit scharfem Rande oder scharfer Spitze versehenen Spatels.

Das Mittelstück ist oval, das Uebergangsstück cylindrisch, der fadenförmige Schwanz läuft in eine ausserordentlich feine Spitze aus. Ausserdem wird an ihnen noch ein Spiralfaden und eine Kopfkappe, Achsenfaden etc. beschrieben. Ueber die Bildung der Samenzellen seitens der Hodenepithelien steht fest, dass der Kopf aus dem chromatischen Kerngerüste hervorgeht. Neben dem Kern der samenbildenden Zelle liegt ein zum Theil aus chromatischer, zum Theil aus achromatischer Substanz bestehender »Nebenkern«. Das Mittelstück des Samenfadens wird durch Umwandlung des chromatischen, das Uebergangsstück dagegen aus dem achromatischen Theile dieses Nebenkernes gebildet. Auch die als Achsenfaden bekannte Bildung im Schwanze soll aus dem chromatischen Theile des Nebenkernes entstehen.

Durch die Schwingungen des Geisselschwanzes erhalten die Samenfäden eine Beweglichkeit, die ihnen in flüssigen Medien Ortsveränderungen mit nicht unbeträchtlicher Geschwindigkeit (1,2—3,6 *mm*) in der Minute gestattet und ihnen ermöglicht, den

durch die scheidenwärts gerichtete Flimmerbewegung der Eileiter und Uterusepithelien erzeugten Flüssigkeitsstrom zu überwinden. Die ziemlich beträchtliche Consistenz ihres Kopfes in Verbindung mit dessen Schärfe oder Spitze erleichtert denselben,

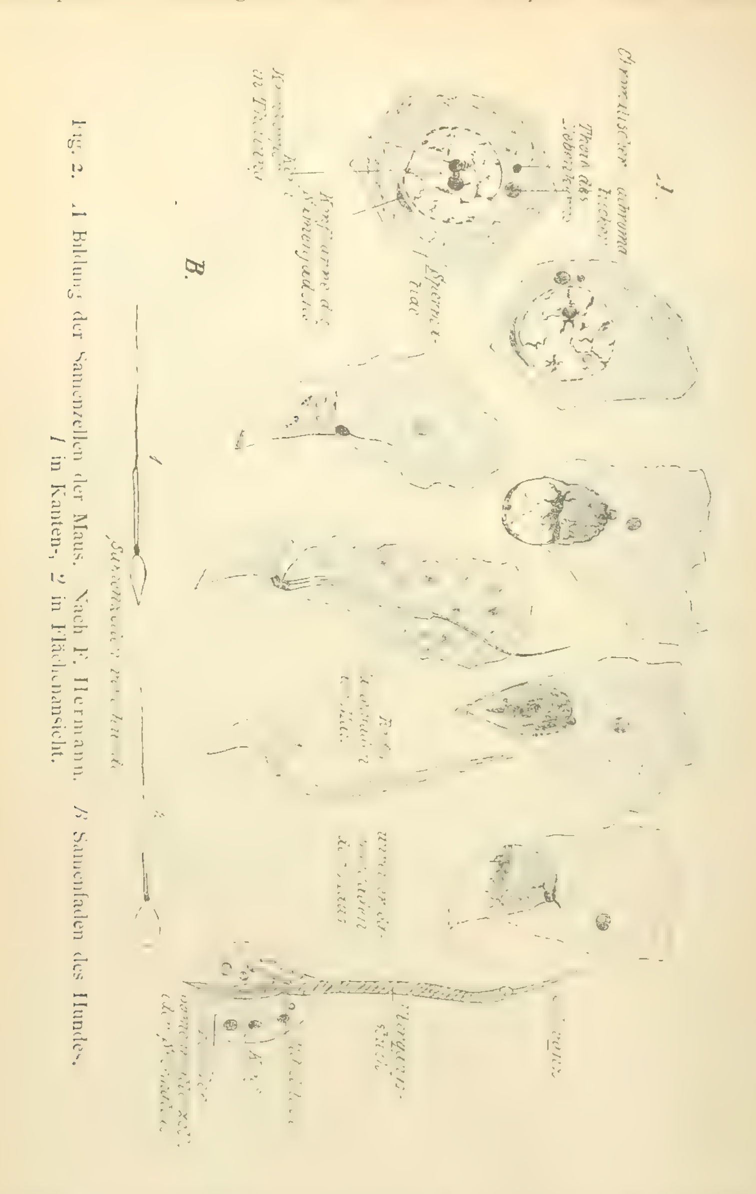


Fig. 2. A Bildung der Samenzellen der Maus. Nach F. Hermann. B Samenfaden des Hundes, 1 in Kanten-, 2 in Flächenansicht.

unterstützt durch die Bewegungen des Schwanzes die Durchbohrung der gallertigen Eikapsel, um zum Eileib zu gelangen.

Die auffallende Form und Grössendifferenz der männlichen und weiblichen Keimzellen wird durch die allmählich von beiden übernommene Arbeitstheilung verständlich.

Ursprünglich waren beide mehr oder weniger kugelige und behufs gegenseitiger Vereinigung mit amöboider Bewegung begabte Zellen. Durch Aufspeicherung der für die ersten Entwicklungsvorgänge nothigen Reservenahrung, in Gestalt des Nahrungsdotters wurde dann allmahlich die Eizelle stark vergrössert und zugleich in ihrer Beweglichkeit behindert. Die beweglicheren Samenzellen mussten ihr entgegenkommen, um sich mit ihr zu vereinigen. Die grosse Zahl der Samenzellen deckt den allenfallsigen Ausfall der zu früh und nutzlos auf dem Wege durch die weiblichen Generationsorgane zu Grunde gehenden und erhoht neben der erwiesenen Zählebigkeit der Samenzellen die Wahrscheinlichkeit der Befruchtung. Im menschlichen Weibe hat man noch $7^1/_2$ Tage nach der letzten Begattung bewegliche Samenzellen gefunden und in den Generationsorganen der winterschlafenden Fledermäuse behalten sie ihre Befruchtungsfahigkeit Monate lang. Bei diesen Thieren findet die Begattung im Spatherbst, die Ovulation aber erst im Frühjahre statt. Das Sperma bleibt den ganzen Winter über in den weiblichen Generationsorganen befruchtungsfähig und erst mit der im Frühjahre eintretenden Lösung des Eies aus dem Ovarium vollzieht sich dann die Befruchtung.

Mit der Erhöhung der Zahl der Samenzellen war aber auch nothwendiger Weise eine Verkleinerung derselben verbunden. Schwache alcalische Losungen begünstigen die Bewegungen der Samenzellen in hohem Grade. Dies erklart deren gesteigerte Beweglichkeit in dem normaler Weise schwach alcalisch reagirenden Schleimhautsecreten der weiblichen Generationsorgane. Säuren dagegen tödten die Samenzellen selbst in sehr schwachen Losungen in kürzester Zeit. Chronische Katarrhe der Scheide, des Uterus und der Tuben sollen deshalb durch die saure Beschaffenheit ihrer Secrete nachtheilig auf die Samenzellen einwirken und sogar die Möglichkeit der Befruchtung gänzlich in Frage stellen können.

3. Eireife und Ovulation.

Verfolgt man das Ei von seiner ersten Anlage als Urei im Keimepithel auf der Eierstocksoberfläche an bis zu seiner Lösung aus dem Eisackchen, so fallen verschiedene Veränderungen an demselben auf, nämlich einmal eine nach vorheriger wiederholter Theilung für die einzelnen Thierspecies typische Volumenzunahme durch Wachsthum des Bildungsdotters, mehr noch durch Aufspeicherung von Nahrungsdotter. Ferner wird das anfänglich nackte Ei von der an Dicke zunehmenden Eikapsel umscheidet. Beides aber macht die Eier noch nicht entwicklungsfähig, sie müssen zur Befruchtung erst reif werden.

Behufs der Eireife spielen sich an dem Bildungsdotter und namentlich an dem Keimbläschen ganz bestimmte Vorgänge ab, welche das Ei zur Befruchtung vorbereiten und es befruchtungsfähig machen. Dann erst ist das Ei reif.

Diese Vorgänge sind an den durch reichlichen Nahrungsdotter undurchsichtigen, schwer zu beschaffenden und lebend zu erhaltenden Eiern der Säugethiere viel schwieriger zu untersuchen als an den durchsichtigen, leicht in grosseren Mengen beschaffbaren Eiern gewisser Wirbelloser (Seeigel, Seesterne, Egel). Bei denselben wird ebenso, wie das auch am Säugerei zu beobachten ist, das Keimblaschen allmählich aus seiner ursprunglich centralen Lage excentrisch gegen die Eioberfläche hin verschoben. Der Eileib zieht sich

unter Auspressung von Flüssigkeit — der perivitellinen Flussigkeit oder des Perivitellins — etwas von der Eikapsel zurück und es entsteht zwischen beiden ein perivitelliner Raum. (Fig. 6.) Das an die Eioberfläche gerückte Keimbläschen schrumpft etwas ein, seine

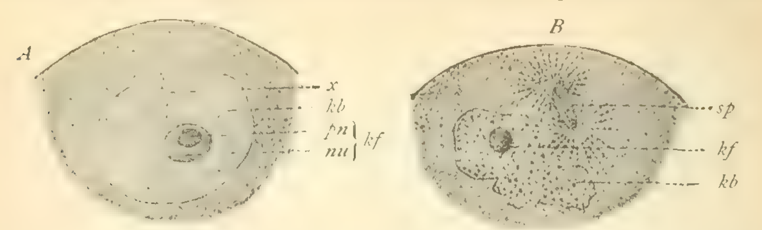


Fig. 3. Bildung der Polzellen oder Richtungskörper bei einem Seesterne (Asterias glacialis). Nach O. Hertwig.
In *A* beginnt das Keimbläschen zu schrumpfen, ein Protoplasmakörper *x* mit Strahlung löst die Membran vor sich auf und drängt in sein Inneres ein. Der Keimfleck (*kf*) ist noch deutlich aber in zwei Substanzen Nuclein und Paranuclein gesondert. In *B* ist das Keimbläschen (*kb*) ganz geschrumpft, seine Membran ist aufgelöst, der Keimfleck (*kf*) nur noch in Resten vorhanden. In der Gegend des Protoplasmahöckers der Fig. *A* ist eine Kernspindel (*sp*) in Ausbildung begriffen.

Membran schwindet und es bildet sich, während sich wahrscheinlich ein Theil der Bestandtheile des Keimbläschens mit dem Bildungsdotter mischt, aus dem Reste des Keimbläschens eine Spindelfigur, wie sie bei der indirecten Kern- und Zelltheilung beobachtet wird. Wir sehen

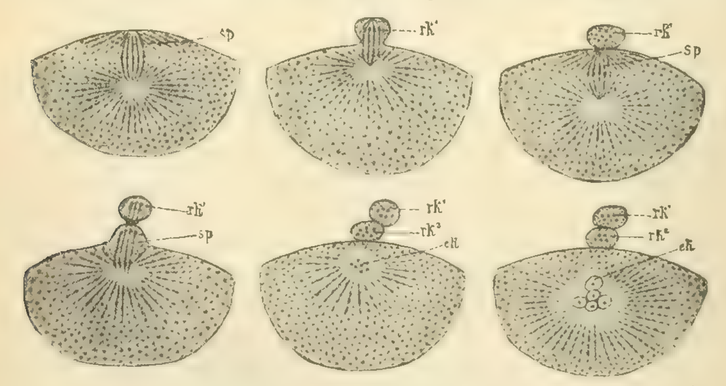


Fig. 4. Bildung der Polzellen bei Asterias glacialis. Nach O. Hertwig.
In Fig. I ist die Kernspindel *sp* an die Oberfläche des Eies gerückt. In Fig. II hat sich ein kleiner Hügel rk^1 gebildet, der die Hälfte der Spindel aufnimmt. In Fig. III ist der Hügel zu einer Polzelle rk^1 abgeschnürt. Aus der Hälfte der früheren Spindel ist wieder eine zweite vollständige Spindel *sp* entstanden. In Fig. IV wölbt sich unter der ersten Polzelle ein zweiter Hügel hervor, der sich in Fig. V zur zweiten Polzelle rk^2 abgeschnürt hat. Aus dem Rest der Spindel entwickelt sich der Eikern *ek* in Fig. VI.

in diesem Stadium eine achromatische Spindel, in deren Aequator die chromatischen Fadenschleifen als »Aequatorialplatte« und an deren Spindelspitzen je ein Polkörperchen umgeben von der characteristischen Strahlung der Dotterkörnchen. Sowie die Spindel mit ihrer einen Spitze

den Pol des Eies berührt, stellt sie sich aus der ursprünglichen Schieflage radiär zum Eicentrum ein. Um das am peripheren Spindelende gelegene Polkörperchen sammelt sich etwas Bildungsdotter an und ragt frei wie ein kleiner Knopf über die Oberfläche des Eileibs vor. In denselben rückt die eine Spindelhälfte hinein und nun wird durch Theilung der Spindel eine kleine Zelle vom Ei abgeschnürt, die a) aus Bildungsdotter und b) aus einer Spindelhälfte, nämlich einem Polkörperchen, einer achromatischen Spindelhälfte und der Hälfte der die Aequatorialplatte bildenden Chromatinschleifen besteht.

Diese abgeschnürte Zelle heisst wegen ihrer Entstehung am animalen Eipol »Polzelle« (nicht zu verwechseln mit den bei jeder indirecten Zelltheilung an den Spindelspitzen befindlichen »Polkörperchen«). Die Polzelle liegt nun im perivitellinen Raum zwischen Eioberfläche und Eikapsel. Der Bildung und Abschnürung der ersten Polzelle folgt alsbald ohne dazwischenliegendes Ruhestadium des Kernes die einer

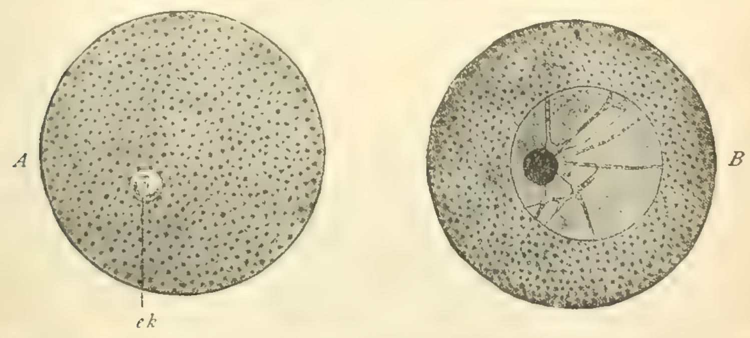


Fig. 5. *A* reifes Ei eines Echinodermen. Dasselbe schliesst im Dotter den sehr kleinen homogenen Eikern *ek* ein, und *B* unreifes Ei aus dem Eierstock eines Echinodermen. Beide Figuren nach O. Hertwig.

zweiten auf dieselbe Weise. Der ganze Process der Polzellenbildung ist seinem Wesen nach eine wiederholte Knospung nach dem Typus der indirecten Zelltheilung.

Aus dem im Eileibe zurückgebliebenen, durch die zweimalige Abschnürung je einer Spindelhälfte an Masse beträchtlich reducirten Reste des Keimbläschens entsteht dann ein neuer viel kleinerer Kern als das ursprüngliche Keimbläschen, der ohne ein Kernkörperchen zu besitzen, aus seiner excentrischen Lage allmählich wieder in die Eimitte rückt. Es ist das der Eikern oder weibliche Vorkern. Erst mit seiner Bildung ist das Ei reif und befruchtungsfähig.

Bei den Säugethieren werden die Polzellen noch im Ovarium abgeschnürt. Beim Kaninchen rückt das Keimbläschen mehrere Wochen vor dem Platzen des Eifollikels an die Eioberfläche. Kurz vor der Eröffnung des letzteren findet man statt seiner den Eikern im Centrum, zwei Polzellen liegen im perivitellinen Raum. Letztere können aber, wie die nachstehende Abbildung zeigt, an beiden Eipolen einander gegenüber liegen. Ob es sich in diesem Falle um eine nachträgliche Verschiebung

oder um eine Ausstossung der Polzellen an verschiedenen Eipolen handelt, konnte nicht entschieden werden.

Mit Ausnahme der Reptilien und Vogel, deren grosse stark fetthaltige Eier der mikroskopischen Untersuchung bedeutende technische Schwierigkeiten bereiten, ist die Bildung der Polzellen bei allen Wirbelthierklassen und einer grossen Reihe von Wirbellosen beobachtet und damit die Gleichartigkeit und Bedeutung des ganzen Processes erwiesen worden. Einige Zeit nach ihrer Bildung gehen die Polzellen, während sich das Ei furcht, ohne weitere Betheiligung an den Entwicklungsvorgängen zu Grunde.

Ueber die Bedeutung der Polzellen ist man gegenwärtig noch nicht über Hypothesen hinausgekommen. Man nennt dieselben auch »Richtungskörper«, weil bei der Eifurchung die erste Furche sich durch die Austrittsstelle derselben legt.

Gleichzeitig mit diesen im Eileib ablaufenden Veränderungen spielen sich noch weitere Vorgänge in den Generationsorganen der weiblichen Thiere ab, die man unter dem Namen

4. Brunst

zusammenfasst und welche sich in bestimmten, für die einzelnen Species typischen, nur durch die Trächtigkeit unterbrochenen Zeiträumen wieder-

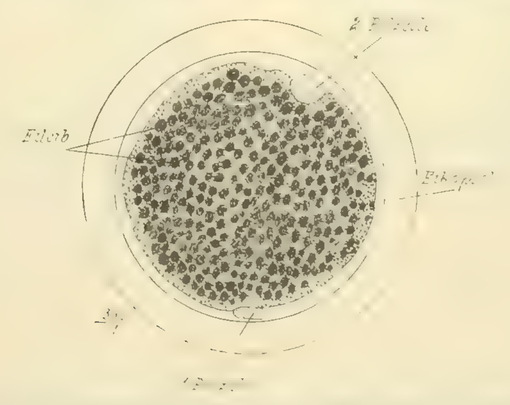


Fig. 6. Unbefruchtetes Katzenei aus dem uteruswärts gelegenen Drittel des Eileiters einer nicht belegten Katze mit zwei Polzellen. Vergrosserung $^{360}/_{1}$. Behandlung mit Osmiumsäure.

holen und mit eigenthümlichen, auf die Begattung abzielenden Veränderungen im Benehmen der Thiere gepaart sind.

Die anatomischen Veränderungen während der Brunst bestehen 1. in erhöhter, mit gesteigerter Secretion und kleineren oder grösseren Blutungen in die Schleimhaut oder Uterushöhle einhergehender Blutzufuhr zu den äusseren und inneren Genitalien: der Brunsthyperämie, 2. in Erweiterung des Cervicalcanals und 3. in der Lösung eines (unipare Thiere) oder mehrerer (multipare Thiere) reifer Eier aus dem Ovarium: der Ovulation. In dem ich bezüglich der durch die Brunsthyperämie bedingten anatomischen Veränderungen auf das III. Hauptstück verweise, sollen hier nur die am Ovarium sich ab-

spielenden und zur Eilösung oder Ovulation führenden Vorgänge berücksichtigt werden.

Die Lösung der Eier vollzieht sich dadurch, dass die stark geschwellten und durch ihren Liquor prallen Graaf'schen Follikel an einer oberflächlichen gefässfreien fettig entarteten Stelle, der Narbe oder dem Stigma platzen, und das Ei umgeben von den ihm aufsitzenden Zellen des Eihügels mit dem Liquor folliculi aus ihnen ausgeschwemmt wird. Das Platzen der Follikel tritt entweder stets an einer bestimmten Stelle des Ovariums, so beim Pferde an der grubenförmig eingezogenen Keimplatte[1]), der Emissionsgrube, oder an einer beliebigen Stelle der Eierstocksoberfläche im Bereiche der Keimplatte (übrige Hausthiere) ein. Durch die Berstung des Follikels wird auch die Keimplatte über ihm zersprengt, zugleich führt die Berstung zu einer nicht ganz unbeträchtlichen Blutung in die leere und zusammengefaltete Follikelhöhle (Pferd, Schwein) oder die Blutung ist gering (Wiederkäuer, Fleischfresser). Nach dem Platzen des Follikels wandelt sich dieses Blutcoagulum, das entweder eine hochrothe (Wiederkäuer) oder dunkelrothe bis schwarzbraune (Pferd, Schwein) Farbe zeigt, rasch in ein ziegelorange- oder braun-rothes wucherndes birnförmiges Narbengewebe um, das man als gelben Körper oder corpus luteum bezeichnet.

Der gelbe Körper kann bei der Stute die Grösse einer Welschnuss erreichen und so gross wie das ganze übrige Ovarium werden; bei den übrigen Thieren bleibt er viel kleiner. Wird das Ei nicht befruchtet, so bildet sich der gelbe Körper wegen einer bald wieder einsetzenden neuen Brunsthyperämie, welche die Rückbildung der Narbe begünstigt, rasch zurück, Corpus luteum spurium. Wird das Ei dagegen befruchtet, so beschränkt sich die stabil gewordene Brunsthyperämie auf den Uterus und die Scheide etc., der Eierstock aber wird, wie ich wiederholt constatiren konnte, blutarm, der gelbe Körper bildet sich nur langsam zurück und erhält sich bis kurz vor der Geburt, corpus luteum verum.

Im Wesentlichen bestehen die gelben Körper aus jungem Bindegewebe, pigmentirten Zellen epithelialer Natur, Wanderzellen und je nach ihrem Alter aus in Resorption begriffenen Blutcoagulis oder Hämatoidincrystallen (Kuh). Die Entwicklung des gelben Körpers setzt übrigens schon vor dem Platzen des Follikels durch Wucherung der bindegewebigen Theca ein. An Stelle der gelben Körper findet man später orangrothe, bräunliche, rostfarbene oder schwärzliche und bei völliger Rückbildung reine weisse Narben vor (corpus candicans). Beim Bersten der Follikel spielen die diffusen oder die Gefässe begleitenden glatten Muskelfasern des Ovariums zweifellos eine Rolle und können die bei der Begattung eintretenden reflectorischen Contractionen wirksam sein.

1) „Keimplatte" heisst das bei den noch nicht geschlechtsreifen Hausthieren plattenförmig verdickte und mit sehr scharfem Rande begrenzte Keimepithel der Eierstocksoberfläche.

Die Lösung der Eier erfolgt übrigens unabhängig von der Begattung, denn man findet auch bei in Einzelhaft gehaltenen oder nicht zur Begattung gekommenen Thieren die abgegangenen Eier.

Die aus dem Ovarium bei Multiparen nach einander serienweise austretenden Eier gelangen in den Eileiter. Diese Ueberführung wird dadurch gesichert, dass sich die an glatten Muskelfasern reiche Ampulle des Eileiters über die frei liegenden Eierstöcke (Wiederkäuer) hinstülpt, wie ich das bei brünstigen und kurze Zeit trächtigen Schafen wiederholt sah, und dadurch die Flüssigkeit des platzenden Follikels und das Ei gleichsam einschlürft oder bei Eierstöcken, welche in Bauchfelltaschen eingewickelt liegen (Schwein, Pferd, Fleischfresser) sich über die Spalte dieser Tasche herüberlegt. Abgesehen von dieser Beweglichkeit der Eileiterampulle kommt, wie man sich experimentell mit aller Sicherheit überzeugt hat, der durch die Flimmerzellen der Eileiter uterinwärts hervorgerufene Wimperstrom in Betracht, welcher das im liquor folliculi schwimmende Ei in den Eileiter hineinspült und bei Unwegsamkeit eines Eileiters Eier von dem Eierstock einer Seite sogar in den Eileiter der anderen Seite hinüberschlürfen kann: äussere Ueberwanderung der Eier. Ist das Ei in den Eileiter gelangt, so wird es durch die Wimperbewegung, oder nach Ansicht Mancher durch peristaltische Contractionen des Eileiters in den Uterus geleitet.

An dem aus dem Follikel in die Tube übertretenden Ei ist eine Lockerung der spindelförmig gewordenen und gequollenen, dem Ei aufsitzenden Epithelzellen, welche bald zu deren Abstreifung führt, sowie eine Quellung der Eikapsel zu beobachten, beides zusammen Momente, die den Eintritt der Samenzellen durch die Kapsel erleichtern.

II. Kapitel: Die Befruchtung.

Unter Befruchtung versteht man die Vereinigung von Ei- und Samenzelle. Bei Thieren, welche Eier und Samen ins Wasser absetzen, ist die Befruchtung eine äussere d. h. Samen- und Eizelle kommen ausserhalb der elterlichen Organismen zur Vereinigung. Bei anderen Thieren dagegen muss behufs Ueberführung der Samenzellen in die weibliche Generationsorgane eine Begattung stattfinden und dann spricht man von innerer Befruchtung, da sich die Vereinigung der Samen- und Eizelle in den Generationsorganen des weiblichen Thieres vollzieht. Begattung und Befruchtung fallen niemals zeitlich zusammen, letztere ist stets von ersterer durch einen kürzeren oder längeren Zeitraum getrennt. Der Ort der Befruchtung ist abhängig von dem Zusammentreffen lebender Samenzellen mit einem reifen ebenfalls noch lebensfähigen Ei. Bei den Säugethieren wird der Samen durch die Begattung in die Scheide (Schwein, Katze?) oder direct in den Uterus (Wiederkäuer, Stute, Hund) ausgespritzt und die Samenzellen gelangen nun durch ihre Eigenbewegung in den Eileiter und, vielleicht unterstützt von antiperistaltischen Bewegungen desselben, auf die Ei-

leiterampulle, ja sie sind wiederholt auch auf der Eierstocksoberfläche (Hund) gefunden worden. Der Regel nach treffen Ei und Samen im eierstockwärts gelegenen Drittel des Eileiters zusammen und hier vollzieht sich auch normalerweise die Befruchtung.

Unter anormalen Verhältnissen kann aber auch das nach Eröffnung des Follikels in diesem hängen gebliebene Ei im Ovarium selbst durch den Riss in der Follikelwand befruchtet werden und sich weiter entwickeln (Eierstocksträchtigkeit); oder es können nicht in den Eileiter gelangte irgendwo am Peritoneum angeklebte Eier in der Bauchhöhle befruchtet werden und sich an der betreffenden Stelle weiter entwickeln (Bauchhöhlenträchtigkeit). Bleibt ein befruchtetes Ei an den Fransen der Eileiterampulle oder irgendwo im Eileiter hängen und entwickelt sich da weiter, so spricht man von Eileiterträchtigkeit. Ein Eindringen der Samenfäden durch die intacte Wand des Eifollikels und damit eine Befruchtung innerhalb eines ungeplatzten Follikels ist nicht möglich.

Ein Ei, das ohne lebensfähigem Samen zu begegnen den Eileiter passirt hat, ist im Uterus angelangt nicht mehr befruchtungsfähig, sondern geht zu Grunde.

Da eine Untersuchung der feineren Vorgänge bei der Befruchtung an Säugethiereiern wegen deren Kleinheit und Undurchsichtigkeit, abgesehen von dem hohen Preise der Versuchsthiere auf viele Schwierigkeiten stösst, so empfiehlt es sich, ein allgemein gültiges Schema dieser Vorgänge nach den an künstlich befruchteten Eiern gewisser Echinodermen und Fische gewonnenen Erfahrungen aufzustellen.

In das reife, nach Bildung der Polzellen mit Eikern versehene Ei gelangt von den massenhaften, die Eikapsel durchsetzenden Samenzellen nur eine einzige und zwar diejenige, welche die Eikapsel zuerst radiär durchbohrt hat. Wo dieselbe die Eioberfläche mit ihrem Kopfe berührt, erhebt sich alsbald die helle, von der Kapselinnenfläche durch den perivitellinen Raum getrennte Rindenschicht des Eileibs zu einem kleinen, in eine Spitze ausgezogenen Hügel, dem Empfängniss- oder Imprägnationshügel, in den sich die Samenzelle unter pendelnden Bewegungen ihres Schwanzes einbohrt. Von dieser Stelle aus bildet sich gleichzeitig als eine Ausscheidung von der Dotteroberfläche her eine schliesslich den ganzen Eileib einhüllende sehr feine Membran, die Dotterhaut, welche allmählich unter Ausscheidung von Flüssigkeit durch einen deutlichen Zwischenraum von der Oberfläche des Eileibs sich etwas abhebt und das Eindringen weiterer Samenzellen, die entweder noch einige Zeit im perivitellinen Raum oder auf der Eikapsel zu finden sind, verhindert.

Ausser der Ausscheidung einer Dotterhaut müssen aber das Eindringen weiterer Samenzellen abweisende Kräfte, vor allem in der intacten molecularen Structur des Eies gesucht werden, denn auch bei gewissen Thieren, deren Eier keine Dotterhaut bei der Befruchtung ausscheiden, ist nach dem Eindringen einer Samenzelle der Zutritt weiterer, ohne äusserlich wahrnehmbare Veranstaltung unmöglich geworden.

Die Samenzelle, deren Schwanz bald nachdem sie mit dem Empfängnisshügel zusammengetroffen ist, seine Schwingungen einstellt, wird nun durch den sich zurückziehenden Empfängnisshügel in den

Eileib hereingezogen; über ihr schliesst sich dann die Dotterhaut und der Dotter. Im Innern des Eileibes wird der Schwanz (und das Mittelstück und Uebergangsstück?) der Samenzelle, ersterer wahrscheinlich durch Auflösung, sehr bald unsichtbar. Der aus dem Chromatingerüste

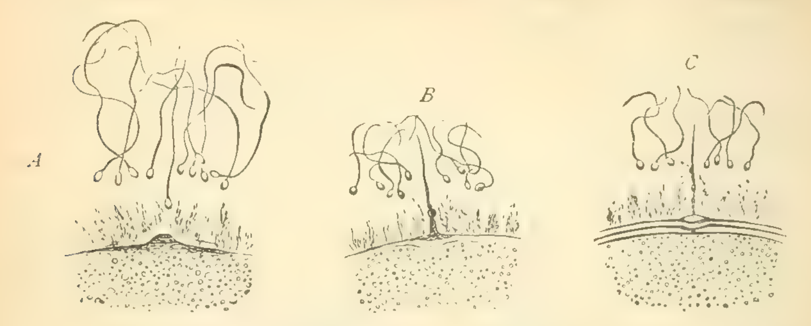


Fig. 7. Ei von Asterias glacialis in Befruchtung nach Fol.
A, *B*, *C* stellen kleinere Eiabschnitte dar. Die Samenzellen sind in die Schleimhülle, welche die Eier überzieht, eingedrungen. In *A* erhebt sich der Empfängnisshügel und ist in *B* mit der am weitesten eingedrungenen Samenzelle zusammengetroffen. In *C* ist letztere ins Ei eingedrungen und es hat sich eine mit kraterförmiger Oeffnung versehene Dotterhaut abgebildet.

der samenbildenden Zelle hervorgegangene Kopf des Samenfadens dagegen bildet sich zu einem sehr kleinen, sich bald etwas vergrössernden rundlichen oder ovalen, intensiv färbbaren Kügelchen mit Kernstructur um, dem Samen-, Sperma- oder männlichen Vorkern. Während

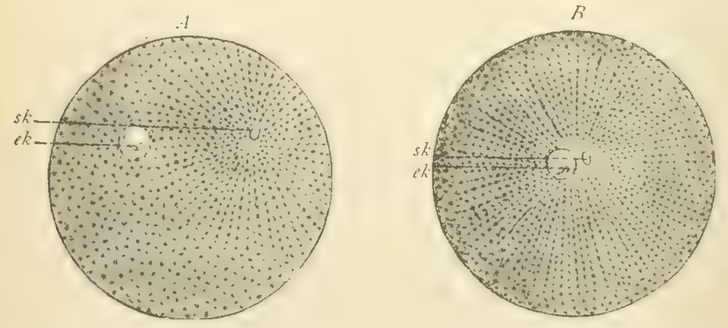


Fig. 8. *A* und *B* befruchtete Eier eines See-Igels nach O. Hertwig.
A der Kopf der eingedrungenen Samenzelle hat sich in den von einer Protoplasmastrahlung eingeschlossenen Samenkern (*sk*) umgewandelt und ist dem Eikern (*ek*) entgegengerückt. *B* der Samenkern (*sk*) und der Eikern (*ek*) sind nahe zusammengerückt und beide von einer Protoplasmastrahlung umgeben.

sich derselbe langsam dem im Mittelpunct des Eies gelegenen Eikerne oder dem weiblichen Vorkern nähert, tritt um ihn, da er wie ein Anziehungspunct auf die Dotterkörner wirkt, eine zuerst nur kleine, später immer deutlicher und grösser werdende Strahlenfigur auf, während ihm zugleich der ebenfalls von einer Strahlenfigur umgebene Eikern ent-

gegenrückt und entweder so ziemlich in der Mitte des Eies oder noch etwas excentrisch mit ihm zusammentrifft. Jetzt umgiebt beide Kerne eine den ganzen Eileib durchsetzende gemeinsame Körnchenstrahlung. Beide Kerne legen sich unter gegenseitiger Abflachung an einander und verschmelzen schliesslich zu einem einzigen neuen Kerngebilde, dem Furchungskern. Der ganze Befruchtungsvorgang dauert beim Seeigel etwa 10 Minuten.

Die augenscheinlichen Vorgänge in dem ganzen morphologisch so scharf charakterisirten Befruchtungsvorgang spielen sich vor allem an den Kernen, dem Sperma- und Eikerne ab und es liegt somit nahe, das Wesen der Befruchtung in der Vereinigung der Geschlechtskerne zu sehen und zugleich das vererbende Princip nur in diesen Kernen zu suchen. Die Mehrzahl der Autoren sieht denn auch nur die Kerne als Träger der Vererbungssubstanz und als solche vielfach wieder das Chromatin der Kerne an, während andere die Befruchtung als eine Conjugation zweier Zellen auffassen, deren Protoplasma sich vermischt und deren Kerne nach Ausstossung der Polzellen sich vereinigen und den Kern des befruchteten Eies, den Fruchungskern, bilden. Auch die Frage, ob es sich bei der »Verschmelzung« des Ei- und Spermakernes, um eine eigentliche materielle Vereinigung, etwa um eine Art Zusammenfliessen, oder nur um eine Vermengung der gesammten männlichen und weiblichen Kernbestandtheile: der die Chromatinfäden aufbauenden Microsomen, des Kernsaftes, der Kernspindel und der Polkörperchen der verschmelzenden Kerne und das selbstständige morphologische Fortbestehen aller dieser Theile im Furchungskerne neben einander handelt, wird gegenwärtig eingehend studirt. Nach den bislang vorliegenden Erfahrungen bleiben die Chromatinfäden der den Ei- und Spermakern aufbauenden Microsomen im Furchungskern neben einander unterscheidbar.

Im Gegensatze zu der eben geschilderten normalen Monospermie, dem Eindringen einer einzigen Samenzelle ins Ei, ist für die Eier der Neunaugen und Kröten das Eindringen mehrerer Samenzellen, also physiologische Polyspermie beschrieben worden. Erneute Untersuchungen dieser Verhältnisse werden um so nothwendiger, als in jüngster Zeit künstliche Befruchtungsversuche an überreifen oder durch abnorme Temperaturen geschwächten oder narcotisirten Seeigeleiern das Vorkommen einer pathologischen Polyspermie ergeben haben. Durch eine Art Lähmung des Eileibs unterbleibt dann die Ausscheidung einer Dotterhaut, das Ei verliert die Fähigkeit, die Samenzellen abzuweisen und es dringen zwei oder mehrere derselben gleichzeitig in dasselbe ein. Die Entwicklung solcher Eier kann, soweit man bis jetzt sieht, eine anomale sein, braucht es aber nicht in allen Fällen zu sein. Diese Untersuchungen versprechen nicht nur für die Entstehung der Missbildungen, sondern auch für die Erkentniss der Lebensvorgänge in den Zellen und die Lehre von der Befruchtung sehr wichtige Aufschlüsse.

III. Kapitel: Die Eifurchung oder Eitheilung.

Mit der Bildung des »Furchungskernes« betrachtet man die Befruchtung als vollzogen. Durch sie wird ein wiederholter Theilungs-

prozess der Eizelle eingeleitet, der zur Entwicklung eines neuen vielzelligen Individuums führt und als Eifurchung bezeichnet wird. Ihrem Wesen nach ist diese als eine vielfach sich wiederholende Kern- und Zelltheilung aufzufassen, welche die Zellen zum Aufbau des Embryos und seiner Anhänge liefert. Alle diese Zellen und ihre Kerne sind also in ununterbrochener Folge von der Eizelle und dem Furchungskerne abzuleiten.

Der durch die Verschmelzung des Ei- und Samenkernes gebildete rundliche Furchungskern liegt umgeben von der Dotterstrahlung im

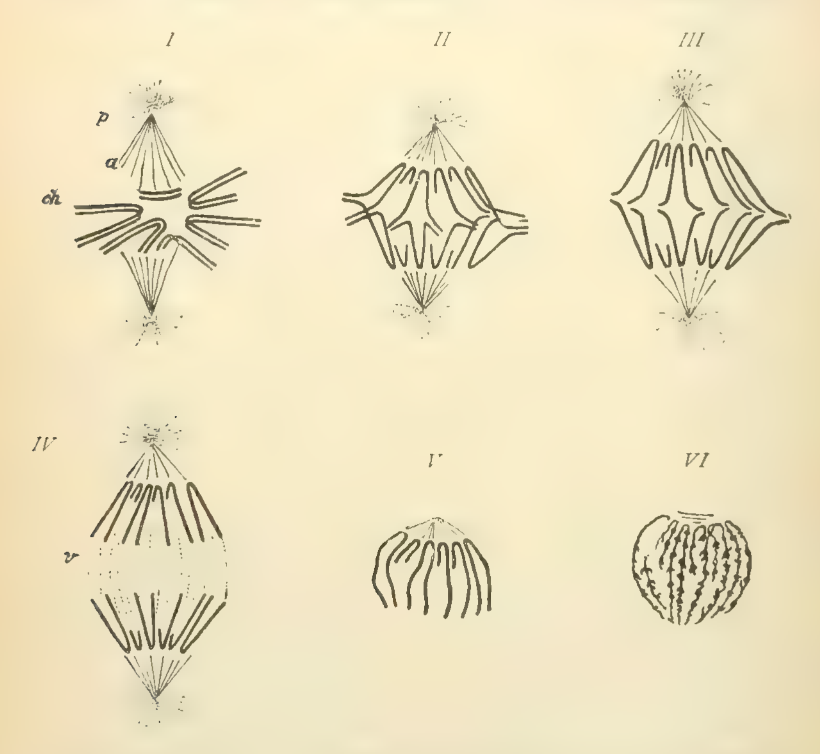


Fig. 9. Schema der Kern- und Zelltheilung aus den mittleren und Endstadien der Mitose. Nach C. Rabl.

ch chromatische Segmente, *a* achromatische Spindel, *p* Polstrahlung derselben, *v* Verbindungsfäden. Es wird nur ein Theil der chromatischen Segmente dargestellt: *I* Spaltung der primären in die secundären Segmente, *II* und *III* Umordnung der secundären Segmente in zwei Gruppen (Metakinese), *IV* Bildung der Tochtersterne, *V* ein Tochterstern weiter entwickelt, *VI* ein fast ganz ausgebildeter Tochterkern.

Eicentrum, wird aber sehr bald etwas länglich und undeutlicher. Ebenso verliert die Dotterstrahlung an Deutlichkeit und verwischt sich, während zwei neue Strahlensysteme an den beiden Polen des sich in die Länge streckenden Kernes auftreten. Die weiteren Vorgänge sind dann dieselben, wie bei der indirekten Kern- und Zelltheilung, nämlich:

1. Ausbildung der achromatischen Kernspindel und der Pol-Körperchen oder Attractionssphären;
2. Bildung der Aequatorialplatte aus V förmigen Chromatinschleifen;
3. nach Zahl gleichheitliche Vertheilung der längsgetheilten Schleifen auf je eine Spindelhälfte;
4. schliessliche Anordnung derselben zu einem Tochterstern, um das je einer Spindelhälfte aufsitzende Polkörperchen und
5. Umwandlung zu je einem Tochterkern der neuen durch Einschnürung des Eileibs gebildeten beiden Tochterzellen, die nun innerhalb einer gemeinsamen Hülle, der Eikapsel gelegen etwas abgeplattete einander zugekehrte Flächen besitzen.

Nach kurzer Pause theilen sich die beiden Tochterzellen abermals

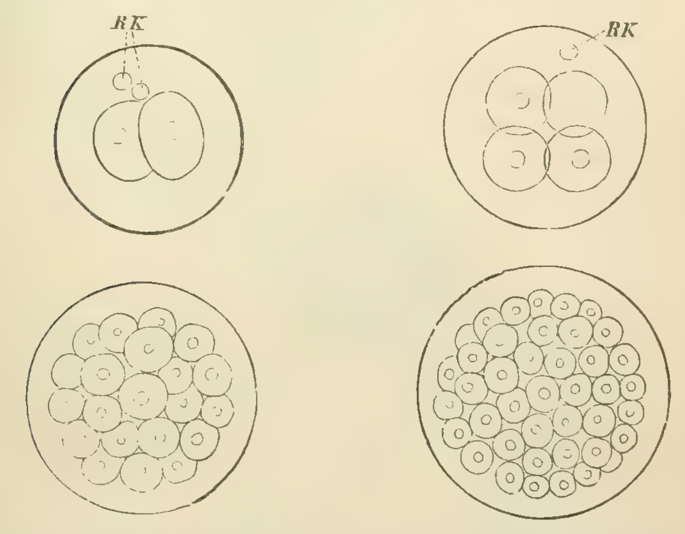


Fig. 10. Schema der äqualen und totalen Furchung des Säugethiereies. *A* erstes Furchungsstadium, *RK* Polzellen. *B* und *C* weitere Furchungsstadien, *RK* Polzellen. *D* Maulbeerstadium.

und das Ei wird demnach in Folge der sich wiederholenden Theilungen zuerst in zwei, dann in vier, acht, zwölf, sechzehn u. s. w. Furchungszellen oder Merocyten zertheilt, die schliesslich einen maulbeerförmigen Ballen mit höckeriger Oberfläche, die immer noch mikroskopische Maulbeerkugel oder Morula formiren.

Die Furchung scheint übrigens, abgesehen von den beiden ersten Furchensystemen, nachträglich nicht immer streng nach obigem für das Kaninchen gültigen Schema zu verlaufen. Siehe die nachstehende Figur von einem Katzenei mit 9 Furchungszellen. Störung in der Furchung und anomaler Verlauf derselben führen zu den weitgehendsten Missbildungen des Embryos.

Ein specielles Furchungsschema für die Eier der verschiedenen Haussäugethiere ist noch nicht festgestellt worden. Bei Amphibien geht

die erste Furche durch die Eintrittsstelle der Spermazelle in den Eileib, markirt die künftige Bauchfläche des Embryos und theilt das Ei in die spätere rechte und linke Seite des Embryo.

Im Allgemeinen ist die Gesetzmässigkeit in dem Auftreten der Furchen bedingt durch das Verhältniss, in welchem Kern und Bildungsdotter zu einander stehen. Es gilt als Regel:

1. Die Theilungsebene halbirt stets die Achse der Kernspindel rechtwinklig.
2. Die Achse der Kernspindel richtet sich in ihrer Lage nach Form und Differenzirung des sie umhüllenden Bildungsdotters (Protoplasmas) in der Weise, dass die beiden Pole derselben sich stets in der Richtung der längsten Achse der Protoplasmamassen einstellen. Es wird demnach die Spindelachse stets im langen Durchmesser einer ovalen Protoplasmaanhäufung liegen und die Theilungsachse senkrecht auf die lange Spindelachse gerichtet sein müssen.

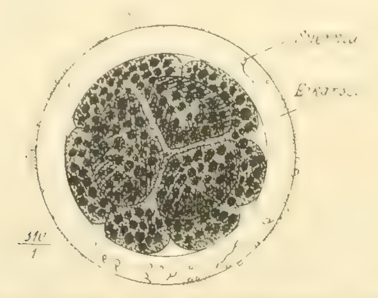


Fig. 11. Ei der Katze aus der Mitte des Eileiters mit 9 Furchungszellen nach Fixirung mit 1 pCt. Osmiumsäure. Vergrösserung $^{310}/_{1}$.

Da nach abgelaufener erster Theilung jede Furchungszelle etwa halbkugelig ist, kann sich nach dem angeführten Gesetze die Tochterspindel nur parallel der Grundfläche jeder Halbkugel einstellen und die Folge davon ist dann natürlich die Halbirung beider Tochterzellen senkrecht auf die Grundfläche u. s. w.

Nach dieser Schilderung ist die Grösse der durch die Furchung gelieferten Zellen eine nahezu gleiche und in diesem Falle spricht man von einer gleichmässigen, adäqualen oder äqualen Furchung. Wird durch dieselbe das ganze Ei sofort zerfurcht, so ist sie auch zugleich eine totale.

Nur mit wenig Nahrungsdotter beschwerte Eier (z. B. die Eier der Säugethiere mit Ausnahme des einen grossen vollständigen Nahrungsdotter besitzenden Eies des Ameisenigels und Schnabelthieres) furchen sich total.

Je mehr aber der Bildungsdotter mit Nahrungsdotter überladen wird, um so langsamer und ungleichmässiger verläuft auch der immer zuerst an der den Kern enthaltenden Anhäufung von Bildungsdotter einsetzende Furchungsprozess, um so mehr kommt es damit auch zu

einer partiellen Furchung und zur gegensätzlichen Ausbildung des in Furchung begriffenen animalen oder Keimpols und eines noch ungefurchten oder wenigstens in der Furchung zurückgebliebenen vegetativen oder Dotterpols.

Die in diesem Falle am animalen Pole des Eies durch die Furchung

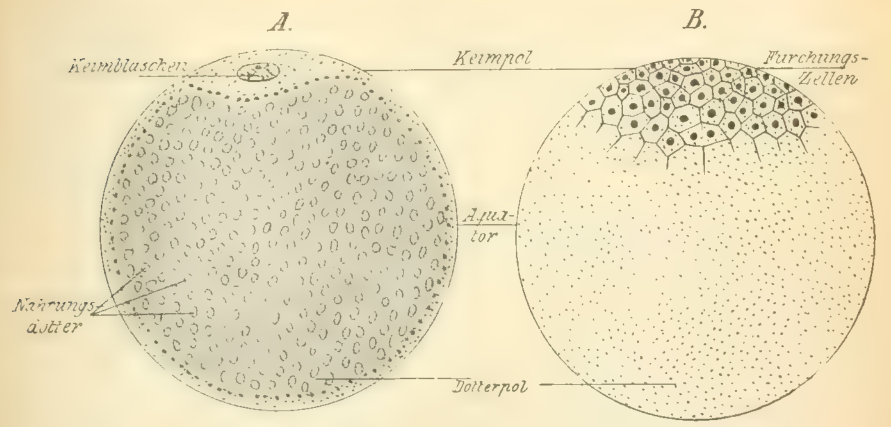


Fig. 12. *A* Schema eines meroblastischen Eies im optischen Durchschnitt. *B* Schema der partiellen und inäqualen Furchung, Flächenbild.

gebildete allmählich den ganzen Dotter umwachsende, aus Furchungszellen bestehende Haut nennt man dann Keimhaut oder Blastoderm (viele Knochenfische, Reptilien, Vögel, Ameisenigel und Schnabelthier).

In vielen Fällen wird ferner das Ei zwar sofort total, aber in sehr ungleiche Segmente zerklüftet. Dann hat man ein Beispiel von totaler,

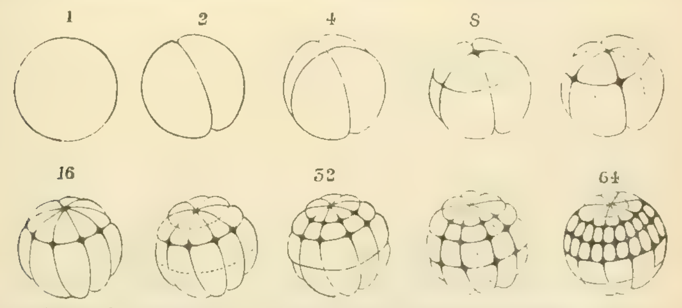


Fig. 13. Schema der inäqualen und totalen Furchung des Froscheies; nach A. Ecker. Die über den Figuren stehenden Zahlen geben die Summe der in den betreffenden Stadien vorhandenen Segmente an.

aber ungleichmässiger oder inäqualer Furchung (Cyclostomen, Knorpelfische, Amphibien).

Je intensiver die Furchung verläuft, um so rascher müssen bei zunehmender Zahl die Furchungszellen an Grösse abnehmen; sie messen im Maulbeerstadium bei Kaninchen nur noch etwa 20—45 μ.

Bald tritt nun in der ursprünglich soliden Morula der höheren

Saugethiere, wenn das Ei in den Uterus gelangt ist, eine spaltförmige mit eiweissreicher Flüssigkeit erfüllte Höhle, die Furchungshöhle, auf, welche eine äussere, der Innenfläche der Eikapsel anliegende aus cubischen oder flachen Zellen bestehende, Lage abtrennt von einem der Innenfläche dieser Zelltapete anliegenden kugeligen Zellpfropf.

So entsteht aus der soliden Maulbeerkugel allmählich (s Fig. 14 u. 15) eine epitheliale Blase, die Keimblase oder Blastula, welche unter Vermehrung ihres flüssigen von der Uterinschleimhaut durch die Keimblasenwand transsudirten und als Nährmaterial aufzufassenden Inhalts und Vergrösserung ihrer Höhle rasch zu einem nun auch mit unbewaffnetem Auge sichtbaren Bläschen heranwächst. Das Ei besteht beim Kaninchen, dessen Eier in diesen Stadien am besten gekannt sind, bei einer Grösse von $^5/_4 - 3$ *mm*:

1. aus Hüllgebilden, nämlich

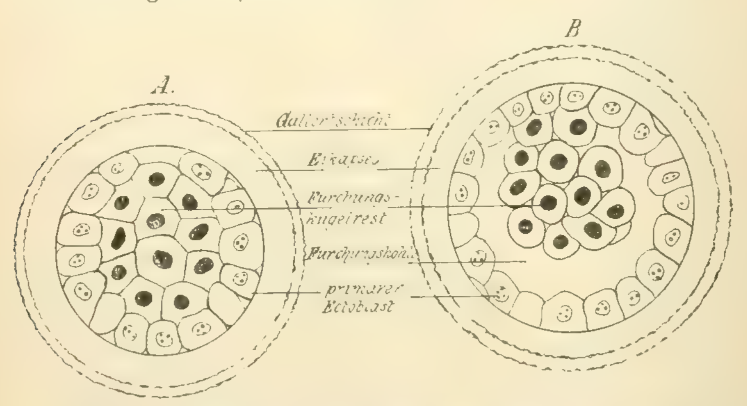


Fig. 14. Optische Querschnitte des Kanincheneies in zwei unmittelbar auf die Furchung folgenden Stadien; nach E. v. Beneden.

A das Ei ist noch ein durch die Furchung entstandener solider Zellenhaufen.
B Entwicklung der Keimblase nach Auftreten der Furchungshöhle.

a) der dicken vom Eileiter der Eikapsel auf gelagerten Gallertschichte und
b) der gequollenen Eikapsel; ferner

2. aus den durch die Furchung gelieferten zelligen Elementen:
a) einer der Innenfläche der Eikapsel anliegenden einschichtigen Lage flacher Zellen, die durch Abflachung der aus cubischen Zellen bestehenden Schichte (Fig. 14 *B*) hervorgegangen ist und die nach ihrem Entdecker Rauber'sche Deckschichte oder primärer Ectoblast heisst (Fig. 15) sowie
b) aus einem scheibenförmigen verdickten 2—3fach geschichteten dieser Deckschichte inwendig anliegenden Zellhaufen, dem Furchungskugelrest (Fig. 15). Er ist aus dem Zellpfropfe (Fig. 14 *B*) hervorgegangen und liegt am animalen Pole der Keimblase. Sein scharfer in vereinzelte Zellen aufgelockerter Rand wächst allmäh-

lich an der Innenfläche der Rauber'schen Deckschichte gegen den vegetativen Pol der Keimblase zu weiter, wodurch die ursprünglich grösstentheils einschichtige Keimblasenwand schliesslich in ihrer ganzen Totalität doppelschichtig wird und am animalen Pole eine kreisrunde verdickte, bei durchfallendem Lichte undurchsichtige Stelle erkennen lässt, den Embryonalfleck. Der primäre Ectoblast geht beim Kaninchen — über sein Vorkommen bei den übrigen Haussäugethieren fehlen Nachrichten — unter schuppenartiger Abflachung seiner anfänglich cubischen Elemente zu Grunde.

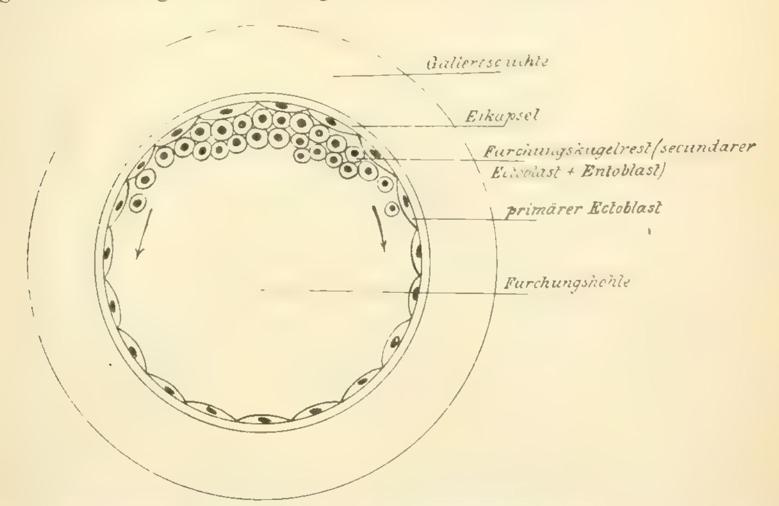


Fig. 15. Kaninchenei, 70—90 Stunden nach der Befruchtung; nach E. von Beneden. Ausbildung der Keimblätter.

B. Keimblattbildung und Ausbildung der Leibesform.

IV. Kapitel: Die Bildung der Keimschichten oder Keimblätter; der Embryonalschild.

Unter einem Keimblatt oder einer Keimschichte versteht man die flächenhafte Anordnung embryonaler Zellen zur hautartigen Begrenzung der Ober-, resp. Innenfläche des Embryo und seiner Anhänge.

Man unterscheidet drei Keimblätter:

1. das äussere Keimblatt — Aussenkeim — Ectoblast oder secundärer Ectoblast im Hinblick auf den primären Ectoblast oder die Rauber'sche Deckschichte;

2. das innere Keimblatt — Innenkeim — Entoblast und

3. das mittlere Keimblatt — Mittelkeim — Mesoblast.

Ectoblast und Entoblast werden zusammen als primäre Keimschichten insofern bezeichnet, als zwischen ihnen erst später noch die secundäre mittlere Keimschicht auftritt.[1])

1) Der primäre Ectoblast oder die Rauber'sche Deckschichte hat nicht den Werth eines Keimblattes, sondern nur den einer vergänglichen Hülle.

Die Entstehung der primären Keimschichten muss man sich in der Weise vorstellen[1]), dass der den Embryonalfleck bildende Furchungszellenrest sich in zwei übereinanderliegende Platten spaltet, nämlich

a) in eine einschichtige, becherförmig an der Innenfläche des primären Ectoblasts bis zum vegetativen Pol vorwachsende (Fig. 16) und dort sich zur Hohlkugel abschliessende epitheliale Zelltapete, deren Zellen sich im Bereiche des Embryonalfleckes allmählich zu schlanken Cylindern umgestalten und eine einfach oder mehrfach geschichtete kreisrunde, nabelförmig vorspringende Verdickung die erste Anlage des Embryo, den *Embryonalschild* formiren (s. Figg. 15 u. 16) und an dessen Rändern in den Keimblasenectoblast übergehen.

Diese Schichte, der Reste des primären Ectoblats noch

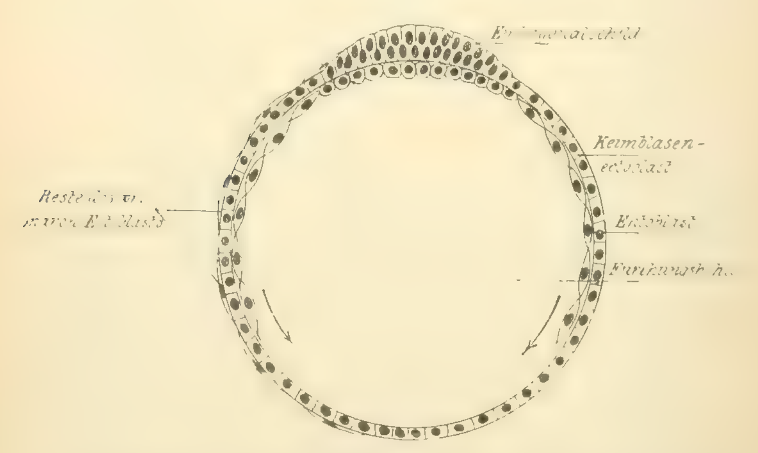


Fig. 16. Schema der weiteren Ausbildung der Keimschichten des Kanincheneies. Die Eikapsel und die Gallerthülle sind nicht mehr gezeichnet.

zeitweilig aufliegen können, ist der *secundäre* oder *bleibende Ectoblast*.

b) Der an der Innenfläche des secundären Ectoblasts gelegene Furchungskugelrest wächst dann entweder (Kaninchen) in Gestalt einer zweiten Zelltapete mit freien Rändern, wie der Ectoblast becherförmig (Fig. 16 in der Richtung der beiden Pfeile) bis zum vegetativen Pol vor und schliesst sich hier zu einer vom Ectoblast umschlossenen Hohlkugel ab.

Oder es entsteht, wie man von anderen Säugethierspecies (z. B. vom Igel) weiss, in dem nach Bildung des bleibenden Ectoblasts noch übrigen Furchungskugelrest eine centrale Höhle (Fig. 17). Durch Vergrösserung

1) Mit Ausnahme des Kaninchens liegen über die Bildung der primären Keimschichten bei den Haussäugethieren mit den Hilfmitteln der gegenwärtigen Technik unternommene Untersuchungen nicht vor. Die ersten Vorgänge, welche zur Entoblastbildung führen, werden sehr verschieden aufgefasst.

dieser Höhle und Vermehrung der ihre Wand bildenden Zellen wird eine Blase gebildet, die sich schliesslich mit einschichtiger Wand der Innenfläche des Ectoblasts anlegen muss.

In beiden Fällen heisst die dem Ectoblast innen anliegende Zellschicht Innenkeim oder Entoblast.

Nach Bildung dieser beiden primären Keimschichten besteht also die Keimblase, abgesehen von

1. der stark verdünnten Eikapsel (Fig. 15, welche in den übrigen Figuren weggelassen ist), soweit eine solche um diese Zeit überhaupt noch vorhanden ist (Pferd? Hund, Katze?, Kaninchen — beim Schafe und Schweine ist sie schon geschwunden) und der ihr aufliegenden, ebenfalls im Schwinden begriffenen Gallertschichte (Pferd, Kaninchen);

2. aus dem Ectoblast mit dem einschichtigen (Kaninchen, Raubthiere) oder mehrschichtigen (Wiederkäuer) Embryonalschild und

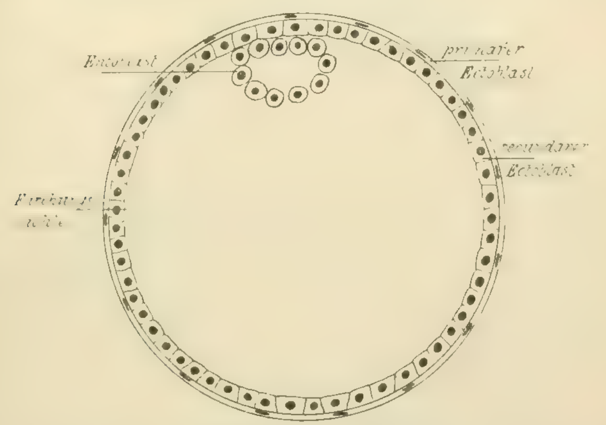


Fig. 17. Schema der Entoblastbildung durch Dehiscenz des nach Bildung des secundären Ectoblasts noch übrigen Furchungskugelrests beim Igel; nach Hubrecht.

3. aus dem einschichtigen Entoblast.

4. zwischen beiden entsteht in der Embryonalanlage und deren nächster Umgebung dann noch der Mesoblast.

Nicht die ganze Keimblase wird aber in den Embryo umgewandelt, sondern nur der kleine als Embryonalschild bezeichnete Theil derselben, der sich mehr oder weniger von der übrigen Keimblase abschnürt und über deren Niveau erhebt. (Fig. 18.)

Der übrige, bei weitem grössere Theil der Keimblase wird zur Bildung von embryonalen Anhängen verwendet, die als Nabelblase und Fruchthüllen noch näher berücksichtigt werden sollen.

Aus den Keimblättern gehen die einzelnen Gewebe, Organe und Apparate durch morphologische und histologische Differenzirung hervor.

Durch ungleiches Wachsthum in den einzelnen Gebieten des sich vergrössernden Embryonalschildes und der Keimblase entstehen

Verdickungen, Faltenbildungen, sowie Aus- und Einstülpungen, welche zu immer complicirteren Formen des Embryo und seiner Anhangsorgane führen. Auf dem Wege der Arbeitstheilung ändern die anfänglich ziemlich gleichartig erscheinenden Zellen behufs verschiedener physiologischer Leistungen ihre Form und es entstehen Verbände gleichartiger Zellen zu gleicher Leistung, die Gewebe. Diese verbinden sich behufs noch complicirterer Leistung zu Organen und diese endlich zu Apparaten.

Früher fasste man jedes Keimblatt als histologisches Primitivorgan auf, aus dem man ganz bestimmte und specifische Gewebe und Organe hervorgehen liess, in neuerer Zeit aber machen sich gestützt auf vergleichend embryologische Untersuchungen Einwendungen gegen

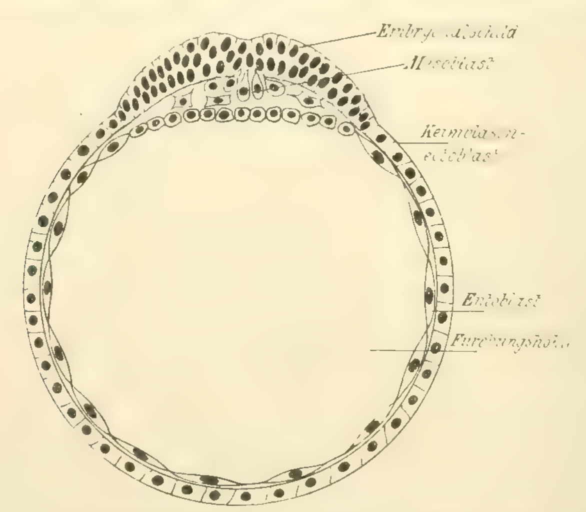


Fig. 18. Schema des dreischichtigen Keimes eines Säugethiers nach dem Verschwinden des primären Ectoblasts.

diese Auffassung insofern geltend, als man fand, dass ein und dasselbe Gewebe nicht nur bei Thieren verschiedener Klassen, sondern auch bei ein und derselben Art von verschiedenen Keimblättern geliefert werden kann (z. B. bei den Säugern glatte Musculatur sowohl aus dem Ectoblast und Entoblast als Mesoblast, Epithel sowohl von den beiden epithelial angelegten und bleibenden primären Keimschichten als auch vom Mesoblast, Mesenchym sowohl vom Ecto- als Entoblast u. A. m.).

Wenn nun auch nach dieser Anschauung, zu welcher ich mich auf Grund eigener Untersuchungen ebenfalls bekennen muss, die Keimblätter die Fähigkeit, verschiedene Gewebe aus sich herauszubilden, besitzen und somit ihrer Bedeutung als histologische Primitivorgane beraubt werden, so lässt sich doch immerhin für bestimmte Klassen, hier also die Säuger, ein Ueberblick über die Herkunft der Gewebe aus den einzelnen Keimschichten geben, der ein Zurechtfinden des Anfängers erleichtert.

1. Der Ectoblast liefert:

a) die Epidermis mit ihren Anhangsorganen (Haare, Hufe, Nägel, Krallen, Klauen; die Hornscheiden der Hohlhörner):

b) die gesammten Epithelien der Mundhöhle und des Endstücks des Mastdarmes (des Mund- und Afterdarmes), Epithel des Scheidenvorhofes und der Harnröhre.

c) die Epithelien der gesammten Hautdrüsen, sowie der eigenen und Anhangsdrüsen der Mund- und Nasenhöhle, nebst dem vorderen Lappen der Hypophyse;

d) den Schmelz der Zähne;

e) das gesammte Nervensystem incl. Sympathicus, die Stützsubstanz des Centralnervensystems (Neuroglia) und das Ependym; die Neuroepithelien der Sinnesorgane und das Tapetum nigrum der Netzhaut;

f) die Linse des Auges und ihre Kapsel;

g) den caudalen Theil des Urnierenganges und damit das Epithel der Harnleiter und der bleibenden Niere;

h) die eigene glatte Musculatur der Knäueldrüsen der Haut;

i) das Epithel des Amnios und des amniogenen Chorions.

2. Der Entoblast:

a) das gesammte Epithel des Darmcanals (mit Ausschluss des Mund- und Afterdarmes);

b) das Epithel der eigenen Drüsen des Darmes und seiner grossen Anhangsdrüsen (Bauchspeicheldrüse, Leber, Schilddrüse, Thymus);

c) das Epithel des Respirationsapparates (des Kehlkopfes, der Luftröhre, Bronchien und Lungen);

d) glatte Muskelfasern der Lunge (?);

e) ein kleines Stück der Chorda dorsalis (Chordaentoblast);

f) das Epithel der Harn- und Nabelblase, sowie der Allantois.

3. Der Mesoblast ist ein secundäres Product der beiden primären Keimschichten und als solches nur im topographischen Sinne als Einheit aufzufassen. Er besteht aus:

a) dem epithelialen Primitivstreifen und seinem Kopffortsatz, ferner aus

b) einem zwischen den beiden primären Keimschichten wuchernden als Stütz- und Füllgewebe functionirenden Uebergangsgewebe; dem Mesenchym.

Aus a) geht hervor:

α) der grösste Theil der Chorda dorsalis und ein Theil des Darmepithels,

während b) das Mesenchym liefert:

α) die gesammte Bindesubstanz des Körpers (Bindegewebe, elastisches Gewebe, Fettgewebe, Knorpel, Knochen, Zahnbein) die Lymphknoten, sämmtliche Arten von Leucocyten und

β) durch Spaltbildungen das Cölom (Brust-Bauchhöhle und Keimblasencölom), die Gelenkhöhlen, Schleimbeutel, Subarachnoideal und Subduralräume; ferner die Lichtungen der Lymph- und Blutgefässe;

γ) alle Epithelien dieser Spalträume; die rothen Blutzellen;

δ) die gesammte glatte Musculatur (mit Ausnahme derjenigen der Knäueldrüsen der Haut und vielleicht der glatten Muskelfasern der Lunge?) sowie die Musculatur des Herzens;

ε) die gesammte quergestreifte Musculatur;

ζ) das Epithel der Vorniere, Urniere und der vordere Theil des Urnierenganges; das Epithel der Keimdrüsen (Hoden, Eierstöcke), sowie ihrer Ausführungsgänge (mit Ausschluss des caudalen Endes des Urnierenganges).

V. Kapitel: Weitere Differenzirungen im Embryonalschild bis zum Auftreten der Medullarfurche und der ersten Ursegmente.

Im Uterus angekommen, nimmt das während seiner Passage durch den Eileiter sich furchende Ei bald Keimblasenform an, deren

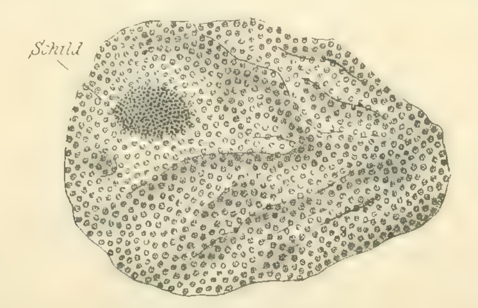


Fig. 19. Keimblase mit Embryonalschild vom Schafe, 13 Tage nach der Begattung. Vergrösserung $^{34}/_{1}$.

ursprünglich runde oder ovale Gestalt (Pferd, Kaninchen), bei den Raubthieren durch Auswachsen zweier im Aequator des Eies gelegener Pole länglich, später citronenförmig, bei den Hufthieren (mit Ausnahme des Pferdes) sogar spindelförmig wird. Indem ich bezüglich dieser Vorgänge auf das Kapitel »Eihäute« verweise, wähle ich als Beispiel für die weiteren im Embryonalschild platzgreifenden Gliederungen das von mir selbst eingehend untersuchte Ei des Schafes, dessen Form einstweilen als Hohlkugel angenommen werden soll.

Am 10.—12. Tage nach der Begattung liegt das Ei des Schafes als nacktes, etwa 2 *mm* im Durchmesser haltendes Bläschen frei im Uterus. Seine Eikapsel ist aufgelöst worden. Die Wand der Keimblase besteht aus dem einschichtigen Ecto- und Entoblast. Ersterer ist im Bereiche des halbkugelig vorspringenden, knapp $^1/_3$ *mm* im Durchmesser haltenden Schildes auf drei Schichten verdickt, deren cylindrische Zellen sich in reger Vermehrung befinden.

Der Rand des Schildes geht in den einschichtigen Keimblasen ectoblast über. Unter dem Schilde sind die nachträglich zum Epithel des Darmes werdenden Zellen des Entoblasts rundlich und können als Darmentoblast schon jetzt von den aus flachen, sternförmigen Zellen bestehenden Keimblasenentoblast unterschieden werden.

Von einer Rauber'schen Deckschichte findet sich um diese Zeit beim Schafe keine Spur. Sie hat, wenn überhaupt vorhanden, bei diesem Thiere keine nennenswerthe Bedeutung.

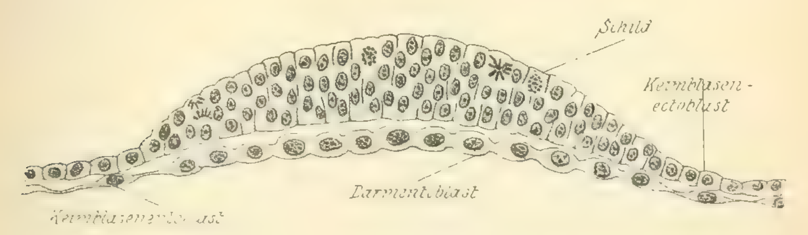


Fig. 20. Querschnitt durch den Schild der Keimblase in Fig. 19. Vergrösserung ca. $^{300}/_{1}$. Halbschematisch.

Der Embryonalschild nimmt an Länge allmählich zu und wird oval. Um denselben bildet sich eine spindelförmige Trübung, wie ein dunkler Rahmen, aus, der vom Embryonalschild durch eine helle Zone geschieden rasch an Ausdehnung zunimmt und Mesoblasthof heissen soll.

Querschnitte durch Entwicklungsstadien dieses Alters zeigen, dass

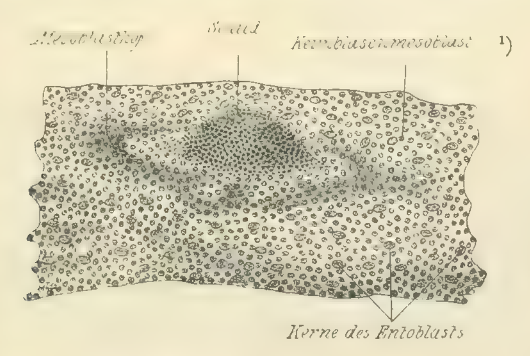


Fig. 21. Schild mit Mesoblasthof von einem 13 Tage alten Ei des Schafes. Vergrösserung $^{34}/_{1}$.

zwischen Schild und Darmentoblast nun eine aus theils vereinzelten, theils zusammenhängenden vielgestaltigen Zellen bestehende neue dritte, die mittlere Keimschicht, entsteht, die vom Ectoblast durchweg scharf abgegrenzt ist mit dem Rande des Darmentoblasts aber zusammenhängt und hier von dem Darmentoblastwall, einer ringförmigen verdickten Stelle des Darmentoblasts aus, gebildet wird (Fig. 22).

1) Lies: Keimblasen-»ectoblast« statt Keimblasenmesoblast.

Im Schilde selbst, und zwar excentrisch gegen dessen eines Ende zu gelegen, findet sich eine knopfförmig gegen den Darmentoblast einspringende Verdickung, deren Ränder ebenfalls zuerst vereinzelte, dann gruppenweise zusammenhängende, vielgestaltige Zellen produciren, die man als axialen Mesoblast, dem vom Darmentoblast her entstehenden peripheren Mesoblast gegenüber stellt. Diese knotenförmige

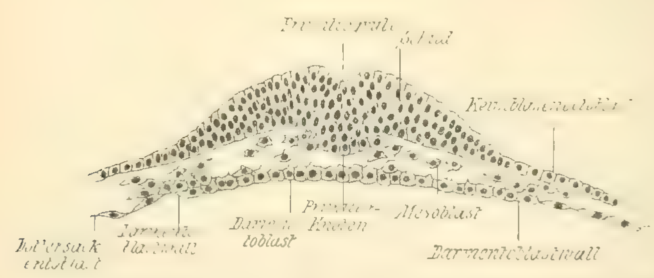


Fig. 22. Querschnitt durch den Embryonalschild des in Fig. 21 abgebildetes Eies. Beginnende Mesoblastbildung. Vergrösserung ca. $^{250}/_{1}$.

Verdickung des Schildes, der Primitivknoten, trägt an seiner Oberfläche eine seichte Grube, die Primitivgrube.

Ausser dem Darmentoblastwall liefert dann später noch die ganze Darmentoblastoberfläche Mittelkeimzellen. Der Mittelkeim wird somit beim Schafe sowohl vom Ectoblast als auch vom Entoblast her gebildet.

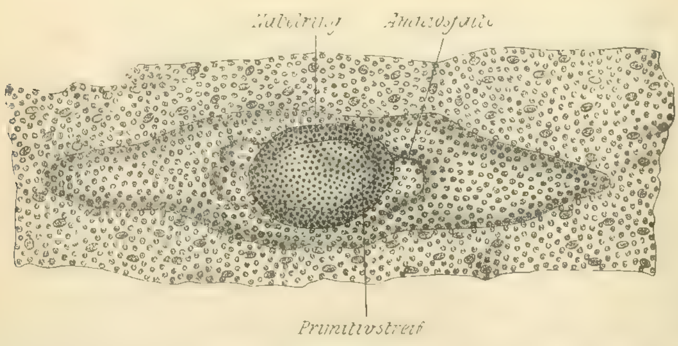


Fig. 23. Schild mit Primitivstreifen und Amniosfalte von einem etwas weiter entwickelten Schafei von 12 Tagen und $2^1/_2$ Stunden nach der Begattung. Vergr. $^{34}/_{1}$.

Nun wächst der Knoten allmählich als leistenartige Ectoblastverdickung unter fortschreitender Grössenzunahme des jetzt ovalen Schildes gegen dessen verjüngtes Ende (das spätere Schweifende) zu aus und veranlasst so eine auch äusserlich bemerkbare axiale Trübung im Schilde, den Primitivstreifen, während die auf der Knotenoberfläche sich einsenkende Primitivgrube sich ebenfalls in der Richtung des

Primitivstreifs verlängert und zu einer von zwei seitlichen Falten, den Primitivfalten, begrenzten Rinne, der Primitivrinne, wird.

Durch Theilung seiner Zellen, sowie durch fortgesetzte Mesoblastproduction von den Flanken des Primitivstreifs, vom Darmentoblastwall und der Darmentoblastoberfläche her, wird das ursprünglich ganz lockere nur aus vereinzelten Zellen oder Zellengruppen bestehende, zwischen den beiden primären Keimblättern gelegene Gewebe des Mittelkeims vermehrt und bildet schliesslich ein aus Spindel-, Keulen- und Sternzellen bestehendes Füll- und Stützgewebe, ein Mesenchym, welches nur an einem umschriebenen am breiten Pole des Schildes vor dem Primitivstreifen gelegenen Bezirke, dem mesoblastfreien Bezirke, fehlt.

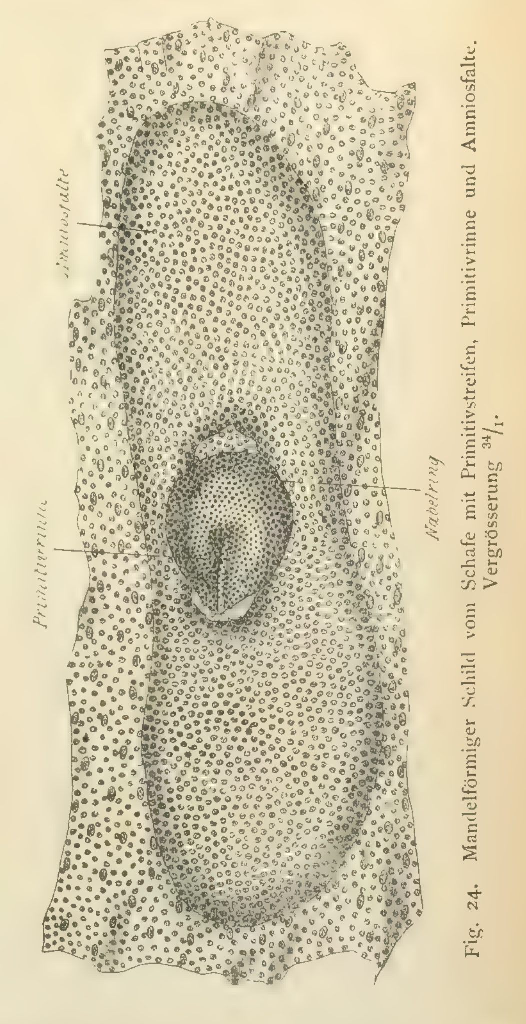


Fig. 24. Mandelförmiger Schild vom Schafe mit Primitivstreifen, Primitivrinne und Amniosfalte. Vergrösserung $^{34}/_{1}$.

Ueber die Entstehung des Mittelkeims bei den übrigen darauf untersuchten Säugethieren besteht noch vielfacher Widerspruch. Während die Einen den ganzen Mittelkeim z. B. beim Kaninchen nur vom Primitivstreifen ableiten, nehmen andere neben dieser Entstehungsweise auch noch eine Betheiligung des Entoblasts an seiner Entstehung (bei anderen Säugern) freilich in sehr verschiedener Ausdehnung an und nähern sich damit meinen Befunden am Schafe. Die verschiedenen Säugergruppen zeigen nicht unwesentliche Abweichungen bezüglich dieses Punktes von einander so gut, wie in so vielen anderen auch.

Auch die Bezeichnung »Mesenchym« wird nicht von allen Autoren im gleichen Sinne gebraucht. Manche verstehen darunter einen specifischen Bindesubstanz-Blutkeim, der die gesammten Bindesubstanzen im weitesten Sinne: Bindegewebe, Knorpel, Knochen, Zahnbein, ferner Endothel, Blut und Lymphzellen liefern soll und wegen seines Baues den epithelialen primären Keimschichten, sowie dem nach Meinung

Mancher vom Entoblast her aus bilateral symmetrischen Epitheldivertikeln entstandenen Mittelkeim gegenüber zu stellen sei, da er sich ja von vornherein auch durch sein räumlich scharf characterisirtes Auftreten (vom Darmentoblastwall her) den epithelialen Keimschichten gegenüber als etwas Selbstständiges erweise.

Nach meinen Erfahrungen am Schafembryo handelt es sich beim ersten Auftreten des Mesoblasts um ein durch Zellausschaltung von den beiden primären Keimblättern geliefertes zuerst aus vereinzelten Spindel- und Sternzellen bestehendes histologisch scharf characterisirtes Uebergangsgewebe, das nachträglich allerdings zum grossen Theil die Bindesubstanzen, zum Theil aber auch Epithelien (siehe Seite 321), sowie glatte und quergestreifte Musculatur liefert und das, wie sich noch zeigen wird, weder bezüglich des Ortes seiner Entstehung im Keime noch bezüglich der nachträglich aus ihm hervor-

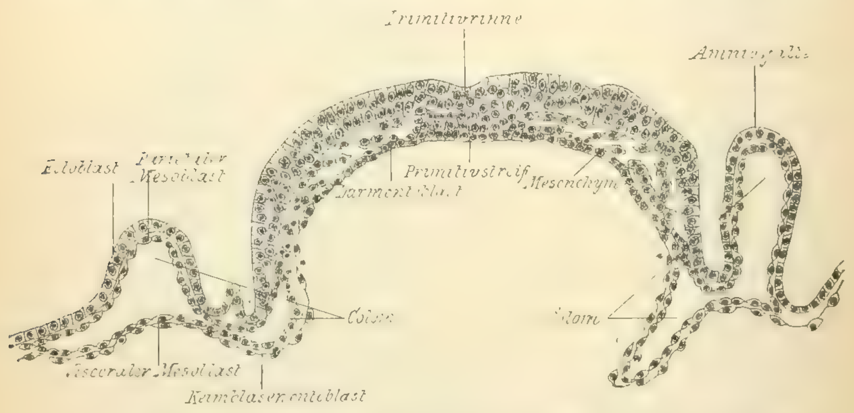


Fig. 25. Querschnitt durch den Schild eines $14^1/_2$ Tage alten Eies vom Schafe. Vergrösserung $^{132}/_1$.

gehenden Gewebe die eigenartige Sonderstellung beanspruchen darf, die ihm von manchen Seiten als »Bindesubstanz-Blutkeim« zuerkannt wird. Es giebt keinen specifischen Bindesubstanz-Blutkeim.

Da meiner Schilderung nach der Mittelkeim theils vom Entoblast, theils vom Ectoblast her producirt wird und Mesenchymban besitzt, während der als kielförmige Ectoblastverdickung auftretende Primitivstreif und der von ihm später cranialwärts auswachsende »Kopffortsatz« epithelialen Bau aufweisen, der Mittelkeim somit weder bezüglich seiner Herkunft noch bezüglich seines histologischen Aufbaues eine einheitliche Bildung ist, werden wir ihn nicht mit den primären Keimschichten als gleichwerthig betrachten, wie dies von anderen Autoren vielfach geschieht, sondern die Bezeichnung Mesoblast nur im topographischen Sinne gebrauchen.

Nach dem Auftreten des Primitivstreifs kann man am Embryonalschilde unterscheiden (s. Fig. 24):

1. das vor dem Primitivstreifen gelegene, stumpfe Kopfende,

2. das verjüngte vom Primitivstreifen durchzogene Caudalende,
3. die beiden rechts und links vom Primitivstreifen gelegenen Embryonalhälften,
4. die nun auch bei Oberflächenbetrachtung meist sehr deutliche Primitivrinne.

Der Embryo besitzt demnach jetzt bilateral symmetrische Form; seine freie Oberfläche entspricht der späteren Rückenfläche.

Die Umschlagsstellen des Schildes in die Keimblase beginnen sich nun ventral einzufalten und schnüren damit den Schild ziemlich stark von der Keimblase ab. Die durch diese Einschnürung entstandene rundliche Uebergangsstelle des Schildes in die Keimblase (in den Figuren 23 und 24 durch dunklere Schattirung markirt) heisst der Nabelring.

Der den Embryo umgebende Mesoblasthof hat sich inzwischen namentlich was seinen Längsdurchmesser betrifft, wesentlich vergrössert und beginnt sich wallartig rings um den Embryonalschild über das Niveau der Keimblase emporzuwölben (s. Fig. 23 u. 24).

Diese ganze, noch flache, den Embryo rings umgebende Falte muss von jetzt ab als Amniosfalte bezeichnet werden. Wie ist sie zu Stande gekommen und was bedeutet sie?

Während der Primitivstreifen an Länge zunimmt und schliesslich das verjüngte Ende des sich ebenfalls vergrössernden birnförmigen Schildes erreicht, treten im Mesenchym vor dem Kopf- und hinter dem Schweifende des Schildes Lücken auf. Diese confluiren und bilden so einen im Bereiche des Mesoblasthofs rings um den Embryo herum gelegenen Hohlraum, das Cölom (κοίλωμα Höhle), welches somit nicht, wie man früher annahm, zuerst im Gebiete des Schildes als Embryonalcölom, sondern ausserhalb desselben, im Gebiete der Keimblase als Keimblasencölom oder exoembryonales Cölom sich anlegt.

Das Cölom spaltet das Mesenchym (siehe Fig. 25) in eine dorsale Platte oder den parietalen Mesoblast, die Grundlage der späteren Leibeswand und in den visceralen Mesoblast, oder die spätere Wand des Darmes und seiner Anhangsorgane. Parietaler Mesoblast + Ectoblast heisst nun Körperseitenplatte, visceraler Mesoblast + Entoblast Darmseitenplatte.

Das Dach des Keimblasencöloms wölbt sich mehr und mehr convex empor und bildet dadurch die (Fig. 23 und 24) sich wallartig um den Embryo erhebende Amniosfalte. Sie besteht, wie Querschnitte zeigen, aus dem Ectoblast der Keimblase und dem einschichtigen parietalen Mesoblast, während der Boden des Cöloms vom einschichtigen visceralen Mesoblast gebildet wird, unter welchem von *—* ab Keimblasenentoblast liegt, der jetzt, nachdem der Darmentoblastwall verstrichen und nicht mehr deutlich ist, ohne scharfe Grenze in den medial von *—* gelegenen Darmentoblast übergeht.

Die embryonalwärts gelegene Wand des Cöloms wird von dem Mesenchym unter dem Schild, der periphere Abschluss des Cöloms

wird durch Verbindung von parietalem und visceralem Mesoblast hergestellt (Fig. 25).

Während nun die Amniosfalte unter zunehmender Geräumigkeit des Cöloms über den Rücken des Embryo emporwächst und denselben einzuhüllen beginnt, wird der Nabelring von dem Kopf- und Schweifende des Schildes überragt und beide markiren sich dadurch allmählich als selbstständigere Körperregionen.

Würde man den Schild am Nabelring von der Keimblase abschneiden und von seiner unteren Fläche her durch den Nabelring (Fig. 28) mit einer Sonde nach vorne gehen, so käme man in eine

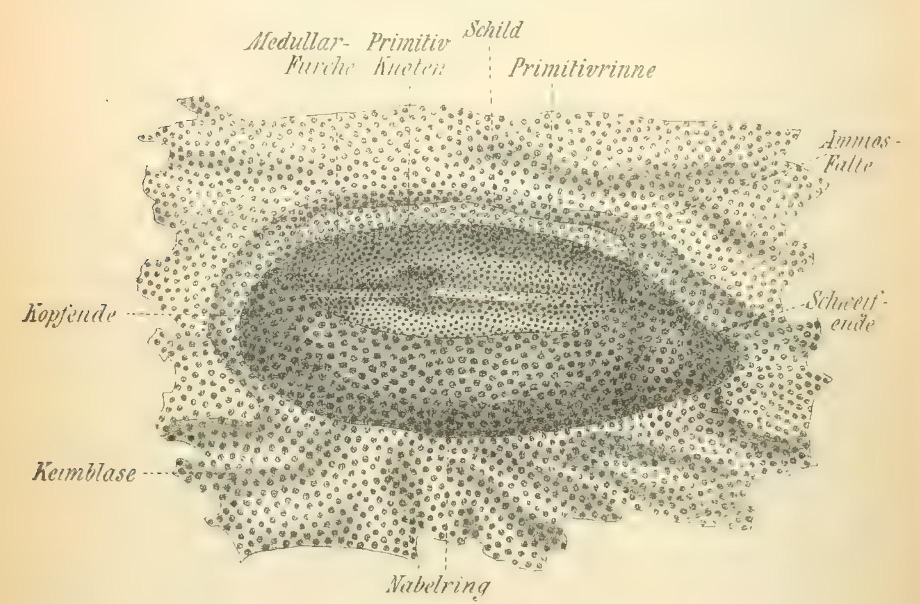


Fig. 26. **Embryonalschild vom Schafe mit wohl entwickelter Amniosfalte vom 15. Tage nach der Begattung. Vergrösserung ca. $^{34}/_{1}$.**

blind geschlossene, noch seichte im Kopfende gelegene Tasche, die vordere Darmbucht und in eine ebensolche am hinteren Leibesende, die hintere Darmbucht. Der Zugang zu diesen Buchten wird vordere resp. hintere Darmpforte genannt, die von den Buchten umschlossenen Räume heissen auch vordere und hintere Darmhöhle (Fig. 27). Der noch rinnenförmige, mit der Keimblasenhöhle kommunicirende Theil der Darmanlage heisst wegen seiner Rinnenform Darmrinne.

Die embryonalwärts gelegene Cölomgrenze fällt noch mit dem ventralwärts eingerollten Schildrande zusammen und ist in nachstehender Figur 28 *A* und *B*, in welcher der Embryo von der Keimblase abgeschnitten gezeichnet ist, durch eine punktirte Linie markirt, an der man eine die vordere Darmpforte umkreisende craniale Cölomnische

und eine von der Bauchfläche des Embryo über das Caudalende weg (s. Fig. 28 *B*) auf die Rückenfläche verlaufende caudale Cölomnische unterscheiden kann. Beide stehen rechts und links durch die laterale Cölomnische mit einander in Verbindung.

Proximalwärts von der im Ganzen etwa ovalen Cölomnische geht die Amniosfalte in das Mesenchym und den Ectoblast des Schildes über. Diese Stelle heisst Amnioswurzel (vgl. Fig. 27).

Proximal von der Cölomnische hängt der viscerale Mesoblast mit dem Mesenchym unter dem Schilde und der Keimblasenentoblast mit dem Darmentoblast zusammen. Der ursprünglich einheitliche Nabelring ist somit durch das Colom in zwei concentrisch in einander

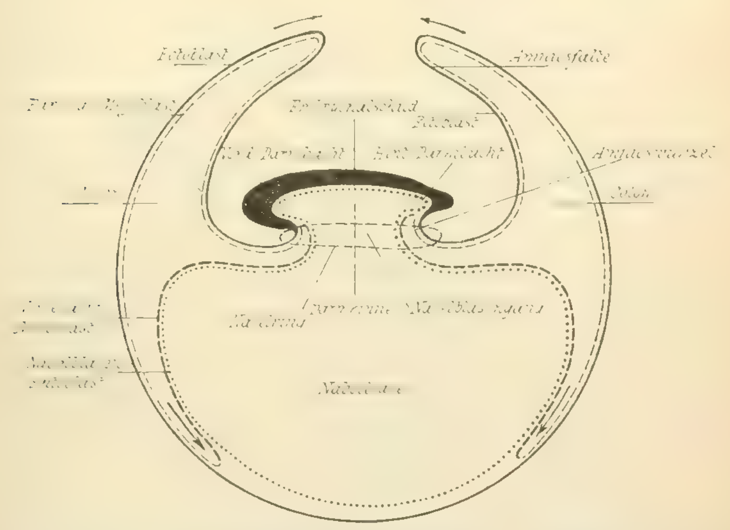


Fig. 27. Schema der Amniosbildung bei Säugethieren. Längsschnitt durch einen Schild von einem Entwicklungsstadium wie der in Fig. 26 abgebildete.

steckende Portionen zerlegt worden, in die äussere oder Amnioswurzel oder den späteren Leibesnabel und die innere oder den späteren Darmnabel (s. Fig. 27).

Die periphere Cölomgrenze rückt continuirlich über die Keimblase weiter gegen den Gegenpol zu und hat bei kugeligen Eiern (Pferd, Raubthiere, Nager) eine kreisrunde, bei spindelförmigen (Wiederkäuer, Schwein) eine längliche Form (s. Fig. 23 u. 24).

Das Cölom gewinnt dadurch an Geräumigkeit und Ausdehnung; seine peripheren aus der Vereinigung des parietalen und visceralen Mesoblasts bestehenden Begrenzungen müssen dem Gegenpol immer näher rücken und können schliesslich auf einander treffen. Es verlöthen nun die einander zugekehrten Mesoblastschichten vorübergehend mit einander und unter nachträglicher Lösung der Verlöthung verschmelzen dann die gleichwerthigen Mesoblastschichten dauernd mit einander. Fig. 29.

Eine Ausnahme von diesen Verhältnissen machen die Eier des Pferdes, der Raubthiere und des Kaninchens, deren periphere Cölomgrenze in wechselnder Entfernung von dem Gegenpol halt macht (siehe Eihäute des Pferdes, der Raubthiere und des Kaninchens).

Bei den Artyodactylen ist somit jetzt das Cölom ein rings um den Embryo herum vom Embryonalrand bis zum Gegenpol reichender Hohlraum (s. Fig. 29) und hat einen am Darmnabel mit dem Darm des Embryo zusammenhängenden, aus visceralem Mesoblast und dem ursprünglichen Keimblasenentoblast bestehenden, bei kugeligen Eiern ebenfalls kugeligen, bei spindelförmigen ebenfalls spindelförmigen Sack von einer äusseren durch die Amniosfalte gebildeten und aus parietalem Mesoblast und Keimblasenectoblast bestehenden Hulle abgespalten.

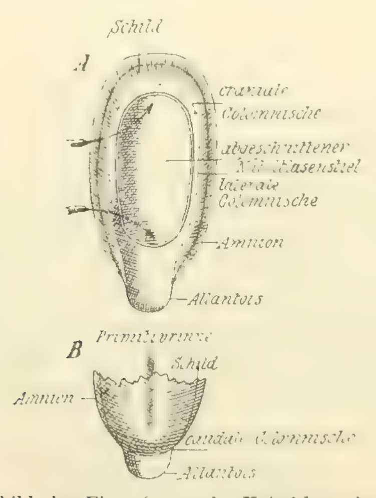


Fig. 28. Embryonalschild der Fig. 26 von der Keimblase abgetragen. *A* Bauchseite, *B* Rückenfläche; halbschematisch.

Der erstere, der Dottersack, enthält bei meroblastischen Eiern den Nahrungsdotter und ist somit eigentlich nichts anderes als ein mit Nährmaterial erfülltes ausserhalb des Embryo gelegenes Darmdivertikel. Bei den Säugethieren umschliesst er nur bei den niedersten Formen (dem Ameisenigel und dem Schnabelthier) Nahrungsdotter, an dessen Stelle bei den holoblastischen Säugethiereiern die schon erwähnte, die Keimblasenhöhle erfüllende eiweissreiche Absonderung der Uterinschleimhaut tritt. Man kann in diesem Falle also streng genommen nicht von einem »Dottersacke« reden und spricht dann, mit Rücksicht auf die anatomischen Beziehungen des ganzen bei den verschiedenen Typen sich sehr verschieden verhaltenden Organes zum Nabel, von einer Nabelblase, die sich bei der Mehrzahl der Säugethierordnungen mehr oder weniger rasch zurückbildet und nur ein ziemlich bedeutungsloses Erbstück darstellt, das bei älteren Stammformen mit wichtigen Functionen betraut, durch die

intrautuine Entwicklung des Eies überflüssig und functionslos geworden ist. Die Verbindung des Dottersacks oder der Nabelblase mit der Darmrinne verlängert sich sehr bald zu einem hohlen Stiel (s. Fig. 29) und heisst dann Dottersack- oder Nabelblasenstiel. Die in demselben gelegene, die Dottersackhöhle mit der Darmhöhle in Verbindung setzende Lichtung wird als Dottersack- oder Nabelblasengang bezeichnet (siehe auch Fig. 34).

Die äussere nach Verwachsung des ringförmigen Amniosfaltenscheitels ebenfalls völlig geschlossene Hülle, wegen ihres einer Serosa ähnlichen Baues seröse Hülle von den Autoren genannt, habe ich im Hinblick auf ihre stets von der Amniosbildung abhängige Entstehung

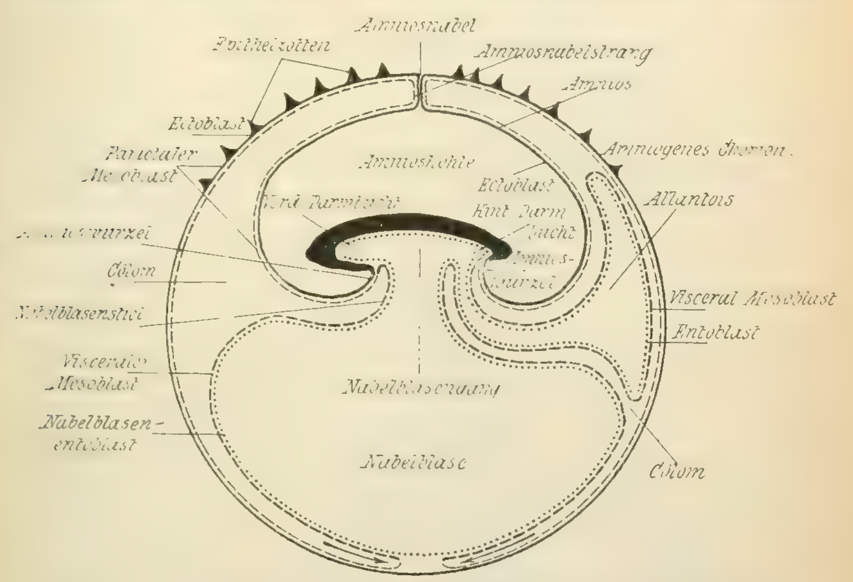


Fig. 29. Schema zur Bildung des Cöloms und Amnions bei den Säugethieren. Medianschnitt durch den Embryonalschild und das Ei.

und auf die Uebung, die jeweilige äussere die Eiwand bildende Haut »Chorion«[1]) zu nennen, amniogenes Chorion getauft.

Während des peripheren Weitergreifens des Cöloms nähern sich nämlich die Scheitel der Amniosfalte mehr und mehr und die in Fig. 26 noch weite Lücke, durch welche man auf die Rückenfläche des Embryo sehen konnte, wird dadurch zu einem ganz kleinen kreisrunden Loche, dem Amniosnabel, verengt (Fig. 27 u. 29). Durch dasselbe könnte man mit einer feinen Borste in die zwischen Embryo und der ihm zugekehrten Fläche der Amniosfalte gelegene Höhle, die Amnioshöhle, gelangen, welche durch die endliche Verwachsung der Amniosfaltenränder im Amniosnabel völlig abgeschlossen wird. Nun ist also der

1) Chorion = Lederhaut, eine schon über 1000 Jahre alte Bezeichnung für die äusserste Eihaut.

Embryo von einer Haut, dem Amnios oder der Schafhaut (die Bezeichnung gilt für alle Säugethiere, nicht nur für das Schaf, bei dessen Embryonen sie zuerst gesehen worden ist) umhüllt, welche an der Amnioswurzel mit dem Leibesnabel, am Amniosnabel aber durch einen bei den verschiedenen Species sehr wechselnd langen, aus dem Faltenscheitel sich bildenden Strang, dem Amniosnabelstrang (Fig. 29 u. 34), vorübergehend auch mit dem amniogenen Chorion zusammenhängt. Eine sehr bald die Amnioshöhle erfüllende und rasch an Masse zunehmende Flüssigkeit, die Amniosflüssigkeit, bläht das Amnion und hebt es mehr und mehr vom Embryo ab.

Fig. 30. Querschnitt durch das craniale Ende des Schildes von Fig. 26. Vergrösserung $\frac{125}{1}$.

Durch den bei den Wiederkäuern wesentlich früher als bei den Raubthieren und dem Pferde bei noch sehr weitem Leibesnabel eintretenden Amniosverschluss und die nachfolgende Ausscheidung von Amniosflüssigkeit kann es zu abnormem Zug in dorsaler Richtung an der Amnioswurzel kommen, dessen Folgen in der Unmöglichkeit des Verschlusses des Leibesnabels und ventraler Vorstülpung der Rückenwand des Embryo durch den Nabel bestehen. Es kommt so eine Art Umkrempelung des Embryo zu Stande, dessen Haut von den dorsalwärts aufgebogenen Körperseitenplatten umhüllt wird, während seine Eingeweide durch eine weite Bauchspalte vorfallen und frei zu Tage liegen, eine Missbildung, die als Schizosoma reflexum, namentlich vom Rinde, aber auch, wenngleich seltener von Ziegen und Schafen bekannt ist.

Die Art und Weise, wie das lediglich als eine Fortsetzung der embryonalen Leibeswand aufzufassende Amnion und das amniogene Charion entstehen, machen es begreiflich, dass beide aus demselben Material, aber mit umgekehrter Lagerung ihrer respectiven Wandungen (beim Amnion parietaler Mesoblast nach aussen, dessen Ectoblast-

tapete nach innen; beim amniogenen Chorion dagegen Mesoblast nach innen, Ectoblast nach aussen) bestehen müssen. (Vergleiche die Figuren 27 und 29.)

An Stelle der ringförmigen Amniosfalte der Wiederkäuer und des Schweines legt sich bei den Nagethieren, den Fleischfressern und dem Pferde zuerst eine bogenförmig den Kopf und dann eine ebenso das Schwanzende des Embryos einhüllende Falte, die Kopf- und Schwanzkappe des Amnios an. In der Kopfkappe fehlt beim Kaninchen und Fleischfresser in bestimmter Ausdehnung eine Zeit lang der Mesoblast. Diese Stelle, an welcher vorübergehend Ectoblast und Entoblast an einander grenzen, heisst Proamnion. Kopf- und Schwanzkappe treten später durch eine rechte und linke Seitenkappe oder Seitenfalte in Verbindung. Der Verschluss des Amnion erfolgt bei diesen Thieren viel später als bei den Artiodactylen und vollzieht sich in Form einer mehr linearen Verwachsung der Faltenscheitel, ohne dass es zur Ausbildung eines Amniosnabelstrangs kommt.

Nur die Embryonen der höheren luftlebenden Wirbelthiere (der Reptilien, Vögel und Säugethiere) sind durch die Entwickelung eines Amnions und damit auch eines amniogenen Chorions ausgezeichnet. Sie werden deshalb als Amnioten oder Amnionthiere den amnionlosen Thieren oder Anamnien gegenübergestellt.

Der Verschluss des Amniosnabels findet meist viel früher als die völlige Abspaltung des amniogenen Chorions vom Dottersacke — falls eine solche überhaupt in vollkommener Weise eintritt — statt. Im Interesse klarer Schilderung ist diese zeitliche Differenz nicht berücksichtigt worden.

In diese frühe Zeit, beim Schafe, den 15. Tag nach der Begattung, fällt auch die erste Anlage der Gefässe, die somit, da von einer Herzanlage um diese Zeit noch jede Spur fehlt, unabhängig vom Herzen und zeitlich vor ihm entstehen.

Die ersten Gefässanlagen findet man auf der Nabelblase ausserhalb des Embryo. Es biegen sich hier die Zellen des visceralen Mesoblasts, nachdem sie vorher durch feine Sprossen mit dem Keimblasenentoblast sich verlöthet hatten, rinnenförmig ein und bilden so ein dem Entoblast aufliegendes Röhrensystem, das sich distal allmählich über die Nabelblase ausbreitet, embryonalwärts aber den Bereich des Leibesnabels einstweilen noch nicht überschreitet. Im Embryo selbst ist also um diese Zeit noch keine Spur von Gefässbildung zu finden. Auch das Blut entsteht erst viel später (Schaf), die Gefässe enthalten zunächst nur eine seröse Flüssigkeit und können als vasa serosa bezeichnet werden. (Fig. 30.)

Auch auf dem Amnion findet man im parietalen Mesoblast solche Gefässanlagen (Fig. 30); sie bilden sich aber ohne in wirkliche Blutgefässe übergeführt zu werden bald wieder zurück.

Wenn der Embryonalschild auf 1 *mm* Länge herangewachsen ist, hat der Primitivstreif in demselben seine grösste relative Länge erreicht und sein craniales Ende ist dann immer deutlich knotenförmig auf-

getrieben (Fig. 26). Diese Verdickung entspricht dem allmählich vergrösserten Primitivknoten, von dem aus der Primitivstreif in caudaler Richtung ausgewachsen ist.

Die Knotenoberfläche wird nun von dem cranialen Primitivrinnenende tief und blindsackförmig eingebuchtet (Fig. 31 *B*); in caudaler Richtung dagegen verflacht sich die Primitivrinne und verliert sich gegen das Caudalende des Primitivstreifs zu völlig.

Querschnitte durch die Region vor dem Primitivstreifen zeigen, dass schon in sehr früher Zeit, noch ehe der Primitivstreif seine grösste Länge erreicht hat, vom cranialen Knoten desselben ein epithelialer Zellstrang kopfwärts in den mesoblastfreien Bezirk zwischen Ectoblast und Entoblast einwächst, der Kopffortsatz des Primitivstreifs, welcher sich bis in die Nähe des cranialen Schildrandes vorschiebt und

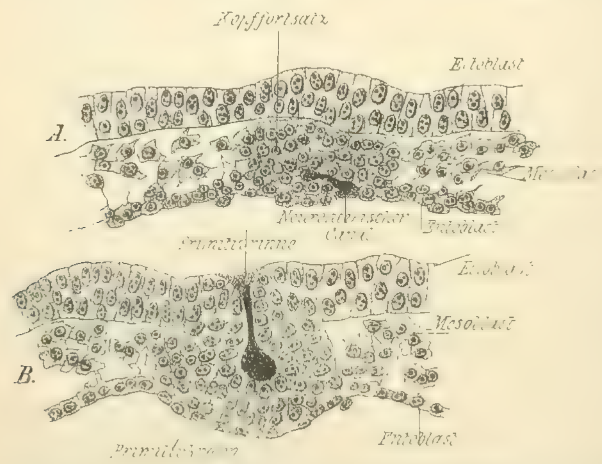


Fig. 31. *A* Querschnitt durch den Kopffortsatz, *B* Querschnitt durch den Primitivknoten des in Fig. 26 abgebildeten Schildes. Vergrösserung $^{310}/_{1}$.

hier mit dem Darmentoblast und dem Mesenchym an seinen Flanken verlöthet (Fig. 30 *A*).

Ein Theil der Autoren sieht in Querschnittsbildern durch das craniale Ende des Embryonalschildes (siehe Fig. 30) in Gestalt der mit dem Chordaentoblast rechts und links zusammenhängenden Mesenchymflügel eine Mesoblastbildung durch rechts und links neben dem »Chordaentoblast« auftretende Divertikel des Darmentoblasts, wie eine solche bei gewissen niederen Wirbelthieren zweifellos vorkommt. Da aber Mesenchym längst gebildet ist, ehe die fragliche, übrigens bei allen von mir untersuchten Säugern nur ganz kurze und jeder Spur einer Lichtung entbehrende Strecke auftritt, unter welcher ich den Darmentoblast stets geschlossen finde, kann die ganze Strecke für die Mesoblastbildung nur nebensächlich sein und, wenn sich ihre Deutung als Darmdivertikel bewahrheitet, als eine Reminiscenz an die Mesoblastbildung aus Darmdivertikeln niederer Wirbelthiere nur vergleichend embryologisches Interesse beanspruchen.

In dem Kopffortsatze entsteht ein Canal, der sich mit dem in den Knoten einspringenden cranialen Ende der Primitivrinne in Communication setzt und sich ventralwärts unter seitlichem Zurückweichen des unter ihm gelegenen Darmentoblasts eröffnet. Dadurch communicirt das Cranialende der Primitivrinne mit dem Inneren der Keimblasenhöhle, speciell mit der vom Darmentoblast ausgekleideten flachrinnenförmigen Anlage des Darmes (Fig. 31 *A* u. *B*). Da, wenigstens bei niederen Wirbelthieren, das dorsale im Kopfknoten gelegene Ende des Canals durch später zu besprechende Vorgänge in das Medullarrohr oder die Anlage des Rückenmarkes einbezogen wird und somit der Canal die Lichtung des Medullarrohrs mit der Lichtung des inzwischen röhrenförmig gewordenen Darmes verbindet, ist derselbe neurenterischer Canal (νευρον Mark, Rückenmark, εντερον Darm) genannt worden.

Der neurenterische Canal legt sich bei vielen Säugethieren nur rudimentär an und verschwindet meist nach kurzem Bestande wieder. Er ist als eine von gewissen Entwickelungsstadien niederer Wirbelthiere her mit grosser Zähigkeit vererbte Bildung von Interesse aber functionslos.

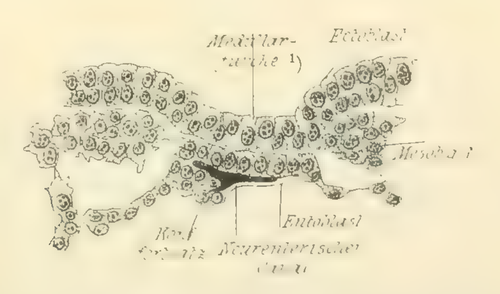


Fig. 32. Querschnitt durch den Kopffortsatz und die Rückenfurche des in Fig. 26 abgebildeten Schildes. Vergrösserung $^{310}/_{1}$. Der verdünnte Entoblast unter dem neurenterisehen Canal ist in Reduction begriffen.

Es sei noch erwähnt, dass während all dieser Vorgänge auf der Rückenflache des Embryonalschildes in dem vor dem Knoten gelegenen Bereiche eine erst sehr flache, bald aber sich vertiefende mediane Längsrinne (Fig. 26 in Flächenansicht, Fig. 32 im Querschnitt), die Rückenfurche auftritt, welche sich bald in die erste Anlage des Centralnervensystems in die Neural — oder Medullarfurche (Fig. 37) umwandelt. Im Bereiche dieser Furche nehmen nämlich die Ectoblastzellen sehr bald schlanke Cylinderformen an und bilden dadurch eine verdickte Platte, die Medullarplatte, welche sich von den flacheren an ihren Seiten gelegenen Ectoblastzellen im Querschnitt scharf abgrenzt. Letztere liefern die Epidermis mit ihren Anhängen und werden jetzt als Hornblatt bezeichnet (Fig. 37). Von dem unter ihr liegenden Kopffortsatze ist die Medullarplatte resp. Furche stets deutlich abgegrenzt (siehe Figg. 37, 41, 42, 43).

1) Statt »Medullar«furche lies: »Rücken«furche.

VI. Kapitel: Vom Auftreten der ersten Ursegmente bis zur Anlage der Extremitätenstummeln.

Die sich in rascher Folge am embryonalen Körper abspielenden Gliederungsprocesse führen mit gleichzeitiger Grössenzunahme desselben in verhältnissmässig kurzer Zeit zur Anlage fast aller Organe und Systeme

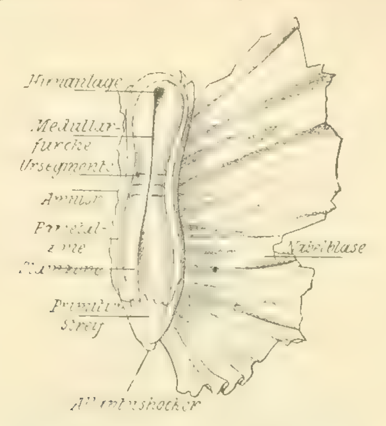


Fig. 33. Embryo vom Schafe von 14 Tagen $22^1/_2$ Stunden nach der Begattung mit 2 Paar Ursegmenten. Vergrosserung $^{12}/_1$. Rückenansicht. Das Amnion ist über dem Rücken des Embryos entfernt.

und zur Ausbildung der für die Embryonen der einzelnen Typen charakteristischen Gestalt. Der Embryo behält zunächst noch seine gestreckte Form bei, wächst aber namentlich in seinem Kopfgebiete stark in die

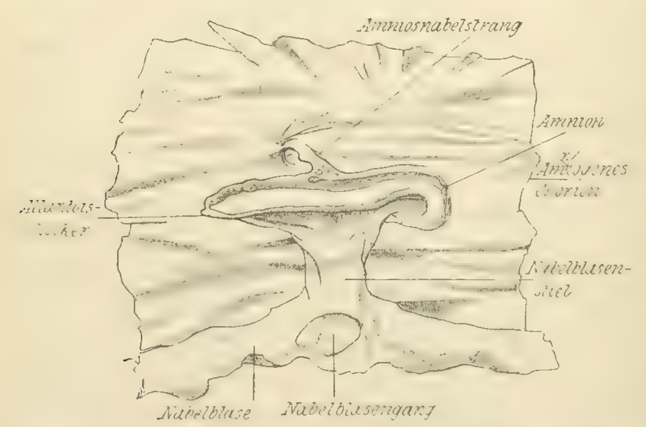


Fig. 34. Embryo des Schafes von 16 Tagen 6 Stunden nach der Begattung mit 5 Paar Ursegmenten. Vergrösserung $^{12}/_1$. Seitenansicht.

Länge und schnürt sich etwa in der Mitte seiner Länge seitlich etwas ein. Er geht somit aus der »Schildform« in die »Schuhsohlenform« über, bleibt aber bei Seitenansicht noch sehr flach, kaum $^1/_2$ *mm* hoch (siehe Fig. 33 und 34). Seine Länge beträgt mit den in Frage kommenden Entwicklungsstadien beim Schafe etwa 3—6 *mm*.

Die embryonale Rückenfläche lässt nun eine scharfe Sonderung in zwei Zonen erkennen, deren innere als schwache Verdickung die Rückenfurche und den Primitivstreifen umgibt und als Grundlage des eigentlichen Stammes (des Rückens, Nackens und Scheitels) Stammzone heisst. Sie wird von der schmäleren peripher in die Amnionswurzel übergehenden Zone, der Grundlage des späteren Gesichtes, der ventralen Hals-, Brust- und Bauchwand, sowie der Parietalzone umrahmt (siehe Fig. 33). Die Sonderung in diese beiden Zonen ist durch Wachsthumsvorgänge im Mesoblast bedingt, der sich in der Umgebung der Medullarfurche verdickt, im Bereiche der Parietalzone dagegen dünn bleibt (siehe Fig. 44). Am Kopfende verdickt sich die Stammzone im queren und dorsoventralen Durchmesser sehr bald zu einer charakteristischen, kochlöffelförmigen Verbreiterung (Fig. 33, 35 u. 58). Am kegelförmig verjüngten Caudalende des Embryo ist die stricte Scheidung beider Zonen durch die flache caudale Cölomnische etwas

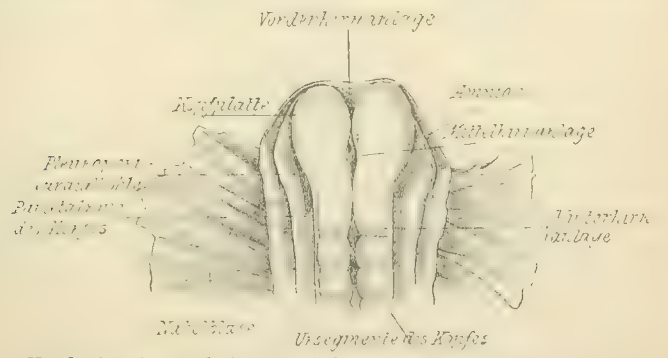


Fig. 35. Kopfende eines 16 Tage und 6 Stunden alten Schafembryos mit 5 Paar Ursegmenten. Vergrösserung $^{24}/_{1}$.

verwischt. Die proximale Cölomgrenze fällt noch, wie im vorigen Kapitel beschrieben, mit dem Embryonalrande zusammen. Der Leibesnabel klafft bei den Hufthieren in diesem Stadium beträchtlich weiter als bei den Raubthieren. Der Darmnabel hat sich bei ersteren dagegen mehr verengt als bei letzteren und hängt (Fig 34) durch einen wohl entwickelten Nabelblasenstiel mit der Nabelblase zusammen.

Die Medullarfurche (Fig. 33) nimmt nun zuerst in cranialer Richtung rasch an Länge und Tiefe zu und läuft da in eine kleine trichterförmige Erweiterung, die Hirnanlage, aus, deren vorderster Rand allmählich das craniale Ende der Stammzone erreicht und dann mit letzterer den das Kopfende umrahmenden Theil der Parietalzone nach vorne überwächst. Ebenso verlängert sich die Medullarfurche caudalwärts unter entsprechender Längenzunahme des Embryo, während der Primitivstreifen unter Reduction seines Kopfknotens sich verkürzt und die Primitivrinne unter gleichzeitiger Verkürzung allmählich in den Boden der Medullarfurche einbezogen wird. Das Caudalende der Medullarfurche ist dabei durch Auseinanderweichen und Abflachung der Medullar-

wülste verflacht (Fig. 59). Schliesslich erhält sich der Primitivstreifen nur als ein kurzer knotenförmiger, das Caudalende der Stammzone bildender Wulst (Fig. 36), als der Caudalknoten oder Endwulst, noch längere Zeit und wird für die Ausbildung des Schweifes von Bedeutung.

Das hintere Ende der Medullarrinne zeigt demnach noch primitivere Verhältnisse, während das craniale trichterförmige Ende derselben sich sehr bald in drei bei den Wiederkäuern sehr unbedeutende, bei den Raubthieren besser ausgebildete hintereinander gelegene Ausbuchtungen gliedert, die erste Anlage des Gehirnes oder die Vorder-, Mittel- und Hinterhirn-Ausbuchtung (Fig 35).

Während ihrer Ausbildung hat der craniale Rand der Stammzone die Parietalzone noch nach vorne überwachsen und überragt dieselbe schon um ein merkliches Stück.

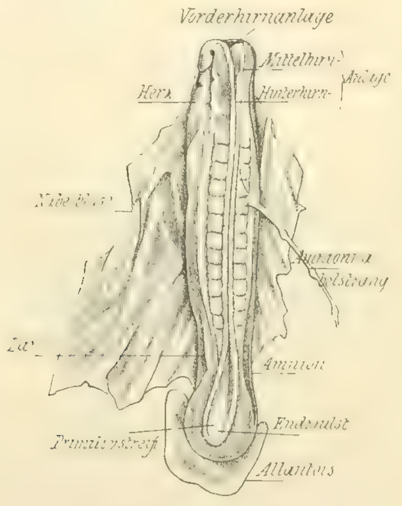


Fig. 36. Schafembryo von 16 Tagen und 20 Stunden nach der Begattung. Vergrösserung $^{12}/_{1}$.

Diese ganze rinnenförmige Anlage des Centralnervensystems wird dann dadurch, dass sich die Scheitel der Medullarwülste in dorsaler Richtung einander entgegenwachsen und schliesslich in einer sagittalen Verschlussnaht miteinander verlöthen, in eine Röhre, das Medullarrohr, umgewandelt (siehe Figuren 37, 38, 39, 40). Die Stelle, an welcher die Verwachsung der Medullarwülste beginnt, finde ich bei den einzelnen Hausthiergruppen schwankend; im Allgemeinen darf das Gebiet der Mittelhirnanlage als die Stelle, an welcher der Verschluss beginnt, bezeichnet werden. Von hier aus greift die Verwachsung kopf- und schweifwärts weiter, um schliesslich auch die noch einige Zeit am Kopf- und Schweifende bestehenden schlitzförmigen Reste der Furche in Röhrenform überzuführen.

Durch diese Verwachsung der Medullarwülste sind natürlich auch die Hirnausbuchtungen in Bläschenform, in die drei primitiven Hirnbläschen, übergeführt worden.

Die Umwandlung der Medullarfurche in ein geschlossenes Rohr führt gleichzeitig, wie aus den nachstehenden Figuren 37—40 ersichtlich, zur Verlagerung der ursprünglich oberflächlichen Anlage des Centralnervensystems in die Tiefe des Körpers.



Fig. 37. Querschnitt durch einen Schafembryo von $16^1/_2$ Tagen mit 6 Paar Ursegmenten. Ende des 6. Segmentes. Vergrösserung $^{210}/_1$.

Das im Verschluss begriffene mehrschichtige Epithelrohr hängt nämlich nur noch durch eine sagittale Naht mit dem dasselbe überziehenden einschichtigen Hornblatt vorübergehend zusammen. Aus der die Uebergangsstelle der Medullarfurche in das Hornblatt bewerkstelligen-



Fig. 38. Querschnitt durch die Mitte des 5. Segmentpaares eines Schafembryo von 15 Tagen $7^1/_2$ Stunden mit 7 Ursegmentpaaren. Vergrösserung $^{210}/_1$.

den Verwachsungsnaht wuchert nach rechts und links je eine zweischichtige Zellfalte aus, die Ganglienleiste (Fig. 53) oder die erste Anlage der Spinalganglien und des peripheren Nervensystems. Von der Ganglienleiste löst sich das Hornblatt durch einen ähnlichen Pro-

cess, wie wir ihn beim Amniosverschluss kennen gelernt haben, los, und die Ganglienleiste rückt mit dem Medullarrohr in die Tiefe des Körpers.

Gleichzeitig mit der ersten Anlage der Medullarfurche führen sehr

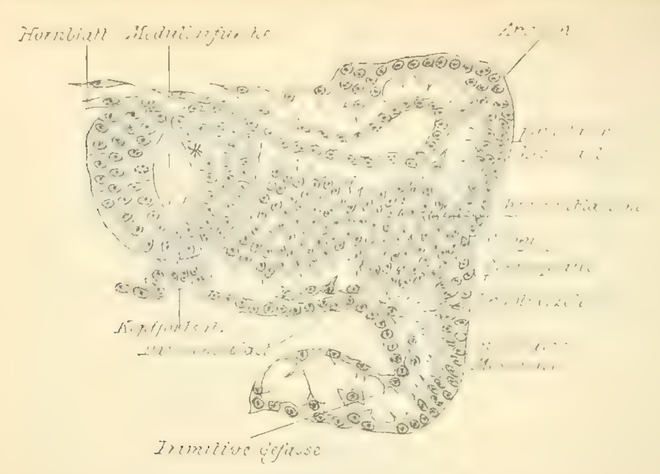


Fig. 39. Querschnitt durch das 6. Segmentpaar des in Fig. 38 abgebildeten Embryos. Vergrösserung $^{210}/_{1}$.

complicirte Vorgänge zur ersten Anlage eines **Axenskeletes**, in Gestalt der bei den Säugethieren im Vergleich zu niederen Wirbelthieren freilich



Fig. 40. Quershhnitt durch das 8. Segment eines 16 Tage alten Embryos mit 10 Ursegmentpaaren. Vergrösserung $^{210}/_{1}$.

nur sehr schwachen **Rückensaite** oder der **Chorda dorsalis**, des Stammwappens sämmtlicher Wirbelthiere.

Die durch die ventrale schlitzförmige Eröffnung des Kopffortsatzes

entstandene und mit ihren Rändern mit dem Darmentoblast zusammenhängende Kopffortsatzrinne (Fig. 31 *A*) wird nämlich, unter steter Abflachung zur Chordaplatte, dem Darmentoblast so innig einverleibt, dass man sie an Stellen, an welchen sie früher deutlich war, vielfach gar nicht mehr als selbstständige Bildung wiederfinden kann (s. Fig. 41, 42, 43). Erst nach dieser vollkommenen Einlagerung des Kopffortsatzes beginnt etwa von der Mitte aus, schweifwärts eine Abschnürung desselben, die zur Bildung eines sehr dünnen, nur aus 4—6 Zellen (Schaf) bestehenden und vielfach in seiner Axe noch die abgeschnürte Lichtung enthaltenden cylindrischen Stranges, genannt die Rückensaite oder Chorda dorsalis, führt, unter welcher sich der Darmentoblast nachträglich wieder schliesst (Fig. 53). Es wird nur das Dach des früheren Kopffortsatzcanals zur Chordabildung verwendet, während seine Seitenwände dem Darmentoblast einverleibt werden, ein Vorgang, über dessen Bedeutung die Meinungen noch getheilt sind.

Soweit die Chorda aus dem Kopffortsatz hervorgegangen ist, spricht man von einem Kopffortsatztheil derselben. Caudalwärts greift die Chordabildung zuerst in den cranialen Knoten des Primitivstreifs und später in den Primitivstreifen selbst dadurch über, dass sich aus der Achse beider ein ziemlich dicker cylindrischer Strang abgliedert, der Primitivstreifentheil der Chorda (s. Fig. 71). Parallel der Chordabildung aus dem Primitivstreifen muss also der letztere immer kürzer werden, und schliesslich wird das caudale Ende der Chorda auf dem als Rest des Primitivstreifs längere Zeit bestehenden Endwulst fussen müssen. Dieser Theil der Chorda war und wird nie canalisirt und ist und bleibt natürlich auch von vornherein vom Darmentoblast unterwachsen. Ganz vorne betheiligt sich wahrscheinlich noch eine axiale Abschnürung des Entoblasts, welche mit dem vorderen Kopffortsatzende verschmilzt, an der Chordabildung. Dieser Theil heisst Chordaentoblast (Fig. 30); er erscheint anfänglich als Platte, die später rinnenförmig abgeschnürt und dem cranialen Ende des Kopffortsatzes resp. der Chorda angefügt wird.

Vom Boden der Medullarfurche, resp. des Medullarrohrs ist die Chorda stets scharf getrennt. Ihre Flanken können im Kopffortsatztheil vorübergehend mit dem Mesenchym verwachsen, niemals aber handelt es sich meiner Erfahrung nach um eine Mesenchymproduction von Seite des Kopffortsatzes oder der Chorda. So finde ich es wenigstens beim Schafe. Bei anderen Thieren, z. B. beim Kaninchen, sollen auch die Flanken des Kopffortsatzes Mesenchym produciren.

Unter beträchtlicher Verjüngung ihres anfänglich dicken Primitivstreifentheils wächst die Chorda mit dem Embryo in die Länge und durchzieht denselben, wie hier vorgreifend bemerkt werden mag, schliesslich vom Kopfe bis in die Schweifspitze.

Unserer bisherigen Schilderung nach ist bis jetzt im Embryonalkörper noch keiner Spur des für den Organismus eines Wirbelthiers so characteristischen in metamere Segmente gegliederten Endoskelets Erwähnung gethan worden. Es ist jetzt Zeit, darauf hinzuweisen, dass während der Ausbildung der Medullarfurche und der Rückensaite, gleich

nachdem der Embryo schuhsohlenförmig geworden ist und sich in ihm die Sonderung in Stamm- und Parietalzone vollzogen hat, auch die erste Segmentirung des Rumpfes einsetzt, deren Producte, die Ursegmente, aber zunächst weniger für die Anlage des Axenskelets als für die Anlage der Musculatur von hoher Bedeutung sind.

Kurz vor dem Auftreten der Ursegmente besteht der Mesoblast im Schilde aus locker gefügtem, mit den Flanken des Primitivstreifs zusammenhängendem und im Bereiche der Stammzone etwas verdicktem Mesenchym. Nur in diesem im Bereiche der Stammzone gelegenen Mesenchym, der sogenannten Ursegmentplatte, setzt die Segmentirung ein.

Fig. 41. Querschnitt vor dem ersten Segmentpaar durch einen Schafembryo auf der Entwicklungsstufe wie der in Fig. 58 abgebildete. Vergrösserung $\frac{182}{1}$.

Vor dem Kopfknoten des Primitivstreifs ist das Mesenchym durch den epithelialen Kopffortsatz oder nach Bildung der Chorda durch diese in sagittaler Richtung halbirt. Da fast gleichzeitig mit der dicht vor dem Kopfknoten des Primitivstreifs beginnenden Segmentirung des Embryo auch die Cölombildung im Embryo selbst oder die Bildung seiner Leibeshöhle platzgreift, ist dieser wichtige Vorgang hier ebenfalls gleich zu berücksichtigen. Die Anlage der Ursegmente leitet sich durch eine bilateral symmetrisch auftretende Abgrenzung je einer würfelförmigen Mesenchymmasse ein, die zuerst rechts und links an der schmalsten Stelle des Embryo auffällt. Dann entstehen zuerst vor, dann hinter dem ersten Segmentpaar (Figg. 33 u. 36) weitere Segmentpaare. Die Segmentirung

reicht jedoch am Kopftheile niemals über das später auftretende Gehörgrübchen (siehe Fig. 60) nach vorne hinaus. Die Thatsache, dass

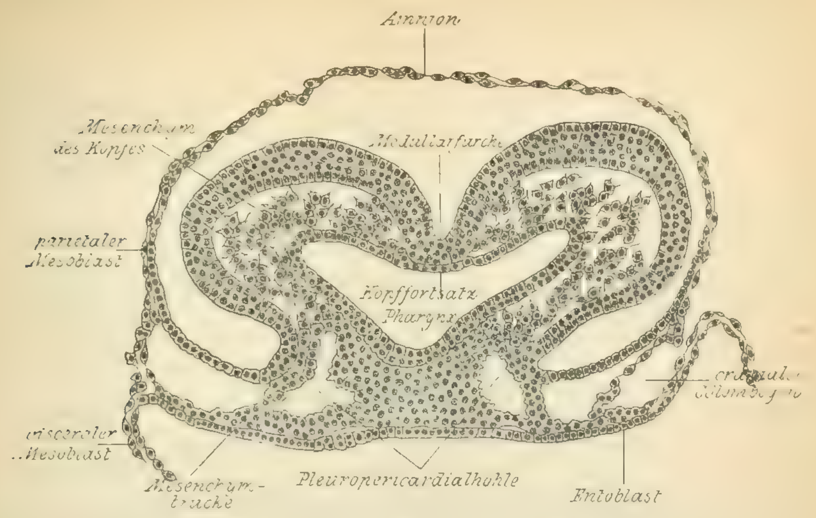


Fig. 42. Querschnitt durch den Kopf eines $16^1/_2$ Tage alten Schafembryos im Gebiete der Pleuropericardialhöhlenanlage. Vergrösserung $^{132}/_1$.

auch bei den Säugethieren ein Theil des Kopfes vorübergehend aus Ursegmenten besteht, weist auf Verhältnisse zurück, die bei niederen

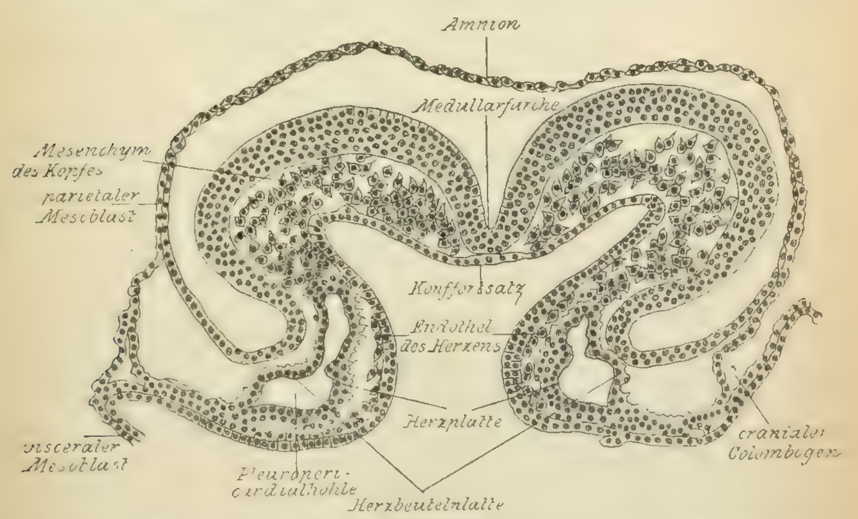


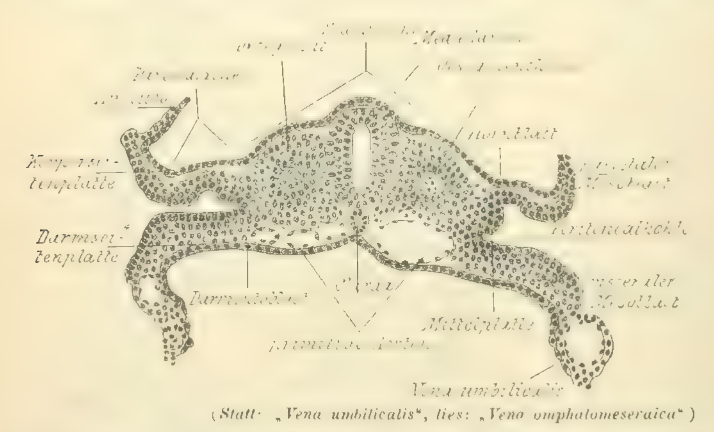
Fig. 43. Ebensolcher Querschnitt durch denselben Embryo, etwas weiter caudalwärts. Vergrösserung $^{132}/_1$.

Wirbelthieren in grösserer Ausdehnung und Deutlichkeit zu erkennen sind und bei der Skeletbildung weiter erwähnt werden sollen. Die

Abgrenzung der Ursegmente auf Schnitten ist aus den Figuren 37 bis 40 ersichtlich.

Gleichzeitig mit der Abgrenzung der drei ersten Ursegmente, vielleicht schon kurz vor derselben, entsteht im Mesenchym der Parietalzone vor dem unsegmentirten Kopfgebiete (Fig. 33) eine bei ihrem ersten Auftreten nur in Querschnitten erkennbare, beim Embryo mit 5 Segmentpaaren (Fig. 35) auch äusserlich durch hufeisenförmige Auftreibung dieser Stelle bemerkbare und in verdickte Seitenschenkel caudalwärts auslaufende Spalte, die erste Anlage der späteren Brust- und Herzbeutelhöhle, die Pleuropericardialhöhle. In ihr entsteht spater das Herz mit dem Herzbeutel, und in sie wachsen nachträglich auch die Lungen ein.

Durch den Hand in Hand mit der raschen Abschnürung des Kopfes und der geringen Entwicklung der Nabelblase (bei den Wiederkäuern und dem Schweine) gehenden frühen Verschluss der im Gebiete des



(Statt „*Vena umbilicalis*“, lies: „*Vena omphalomeseraica*“)

Fig. 44. Querschnitt durch einen Schafembryo von 17 Tagen und 16 Stunden und zwar durch dessen 6. Ursegmentpaar. Vergrösserung $^{132}/_{1}$.

Kopfes befindlichen Darmrinne zur vorderen Darmhöhle werden sich die anfänglich rechts und links vom Kopfe gelegenen seitlichen Schenkel der Pleuropericardialhöhle rasch genähert werden müssen. Fig. 42.

Sie kommen dann ventral vom Kopfe zu liegen, und ihre medialen aus Entoblast bestehenden Wände verwachsen rasch miteinander. Hierdurch wird zugleich mit der Brustwand und der ersten Anlage des Zwerchfelles die Brusthöhle gebildet (siehe auch unter »Entwicklung des Herzens«).

Die erwähnten Spalten vergrössern sich rasch, auch in caudaler Richtung, und nach ihrer völligen Ausbildung reducirt sich das mesenchymatöse Dach der Pleuropericardialhöhle auf eine einfache Schichte höchstens alternirend gestellter Zellen, während der Boden der Höhle noch seine ursprüngliche Mächtigkeit beibehält. Fig. 43.

Das Dach oder der spätere Herzbeutel kann schon jetzt als Herzbeutelplatte dem dickeren Boden oder der Herzplatte gegenübergestellt werden.

Selbständig, aber gleichzeitig mit dem Weitergreifen dieser Spaltbildungen in den Bereich der vorderen Region des segmentirten Embryonaltheils treten jetzt auch in den ursprünglich soliden Segmenten Höhlen, die Ursegmenthöhlen auf, die aber bald durch aus der Segmentwand ausgeschaltete und sich rasch vermehrende Mesenchymzellen wieder ausgefüllt werden (s. Fig. 44).

Schon nach Bildung von fünf Ursegmentpaaren wird die dorsale Segmentwand epithelartig, grenzt sich dadurch scharf gegen die übrigen Wände des cubischen Segmentes ab und umhüllt einen mesenchymatösen Kern.



Fig. 45. Querschnitt durch den in Fig. 180 abgebildeten Schafembryo von 17 Tagen und 22 Stunden und zwar durch dessen 12. Ursegmentpaar. Vergrosserung $^{132}/_{1}$.

Sehr bald tritt dann, an den ältesten Segmenten zuerst, eine Lockerung in der Mitte der lateralen Segmentwand ein, die zur Auflösung fast der ganzen lateralen und der ganzen ventralen Wand in locker angeordnete oder vereinzelte Mesenchymzellen führt. Nur die dorsale Wand und der an sie grenzende Theil der medialen Wand bleibt bestehen. Fig. 45.

Das durch die Auflösung der Segmentwände gelieferte Mesenchym breitet sich lateralwärts gegen die inzwischen entstandene Urniere (siehe S. 351), ventral gegen die primitiven Aorten und die von ihnen abgehenden Gefässe aus, und umwächst gleichzeitig das Medullarrohr und die Chorda (Fig. 45). So kommt es zur Bildung einer den Rumpf

durchziehenden einheitlichen Mesenchymmasse, des axialen Mesenchyms, in dem die Segmentirung nur noch auf Längsschnitten durch die Erhaltung der dorsalen Segmentwand erkennbar bleibt. Kopfwärts läuft das Mesenchym in das ungegliederte Mesenchym des Kopfes oder die Kopfplatte aus und beginnt sich um diese Zeit durch stete Zellvermehrung zu verdichten, schweifwärts geht es in das Mesenchym der jüngsten Ursegmente und der noch ungegliederten Ursegmentplatten über. Lateralwärts dringt es zwischen die Canälchen des inzwischen entstandenen provisorischen Excretionsapparates ein und beginnt, dieselben zu umwachsen.

Die auf dem axialen Mesenchym noch bestehende Gesammtheit der dorsalen epithelartigen Ursegmentwände liefert später die Musculatur

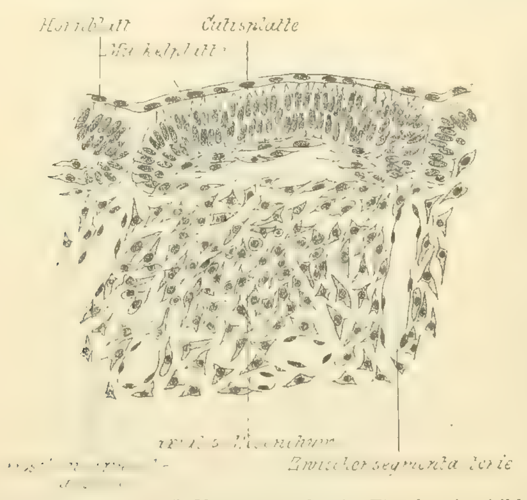


Fig. 46. Längsschnitt durch das 8. Ursegment des in Fig. 60 abgebildeten Embryos. Vergrösserung $^{210}/_{1}$.

des Rumpfes nebst ihren Fascien sowie die Cutis des Rückens. Die peripheren Ränder der dorsalen Ursegmentwände knicken sich nämlich ventralwärts stärker ein und produziren sich ablösende Spindelzellen, welche sich in Gestalt flacher Platten unter das Dach des früheren Segmentes legen und sich rasch vermehrend und stark auswachsend die erste Anlage der segmental angelegten willkürlichen Musculatur, die Muskelplatten oder die Myotome liefern. Der Rest des Ursegmentdaches lockert sich auf, wird zur Cutisplatte und liefert die Cutis des Rückens. Die aus der inzwischen entstandenen Aorta dorsalwärts zwischen den früheren Ursegmenten emporwachsenden Zwischensegmentarterien bringen ihrerseits die ursprünglich streng segmentale, bald aber verwischte Anordnung der besprochenen Gebilde noch zum schärferen Ausdrucke (Fig. 46).

Die bindegewebige Rumpfwand wird seitens des parietalen Meso-

blasts dadurch gebildet, dass sich Mesenchymzellen aus dem Verbande der die Pleuroperitonealhöhle (s. weiter unten) begrenzenden Zellen lösen und selbstständig zwischen der Epitheltapete dieser Höhle und dem Hornblatt sich vermehrend schliesslich mit dem axialen Mesenchym (s. Fig. 45) und noch später nach Bildung des Cutismesenchyms des Rückens mit der Cutisplatte verschmelzen. An den Stellen der späteren Extremitätenanlagen findet sich dichteres, in reger Vermehrung begriffenes, von den Seitenplatten des Rumpfes geliefertes Mesenchym aufgestapelt.

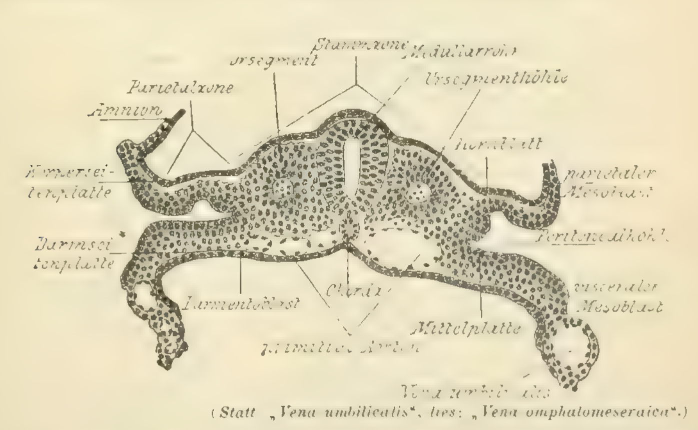
Auch die den provisorischen Excretionsapparat äusserlich überziehenden Cölomepithelien produciren Mesenchym (Fig. 40, 53 u. 45), welches theils zur Stutze des letzteren verwendet, theils dem axialen Mesenchym, welches den Excretionsapparat ebenfalls einhüllt, beigemischt wird.

Das die theils bindegewebige, theils musculöse Wandung des Darmes und seiner Anhangsdrüsen liefernde, grösstentheils dem visceralen Mesoblast entstammende Darmmesenchym (Fig. 45) wird durch Wucherung der zwischen, den Gefässanlagen restirenden Zellen des visceralen Mesoblasts geliefert und erhält vom axialen Mesenchym her Zuwachs. Die ganze Mesenchymbildung geschieht unabhängig von den Gefässen; die noch völlig blutlosen Gefässe (Schaf) werden erst secundär von Mesenchymscheiden umgeben.

Die Bildung des definitiven Axenskeletes findet in später, gelegentlich der Organentwicklung, zu besprechender Weise statt. Vor der Hand besteht also die Skeletanlage nur aus 1. der Chorda dorsalis und 2. aus dem Mesenchym des Rumpfes und Kopfes.

Von dieser nach eigenen Untersuchungen am Schafembryo gegebenen Darstellung weichen andere Autoren mehr oder weniger ab, ohne indess bis jetzt eine so vollständige Schilderung der Mesenchymbildung beim Säuger zu geben, wie ich dies that.

Gleichzeitig mit diesen Vorgängen, und zwar noch ehe die Mesen-



(Statt „Vena umbilicalis", lies: „Vena omphalomeseraica".)

Fig. 47. Querschnitt durch einen Schafembryo von 17 Tagen und 16 Stunden und zwar durch dessen 6. Ursegmentpaar. Vergrösserung $^{132}/_{1}$.

chymgliederung in der geschilderten Weise erfolgt ist, bildet sich die Leibeshöhle des Embryo, aber in einer von der Anlage der Pleuropericardialhöhle abweichenden Weise dadurch, dass vom 5. Segmente



Fig. 48. Querschnitt durch das 2. Segmentpaar eines Schafembryo von 17 Tagen 6 Stunden mit 6 Ursegmentpaaren. Vergrösserung $^{90}/_{1}$.

(Schaf) ab die laterale Cölomnische einen Vorstoss in das noch ungespaltene Körpermesenchym des Embryo macht und dasselbe ebenfalls in parietalen und visceralen Mesoblast zerlegt. Der erstere bildet mit

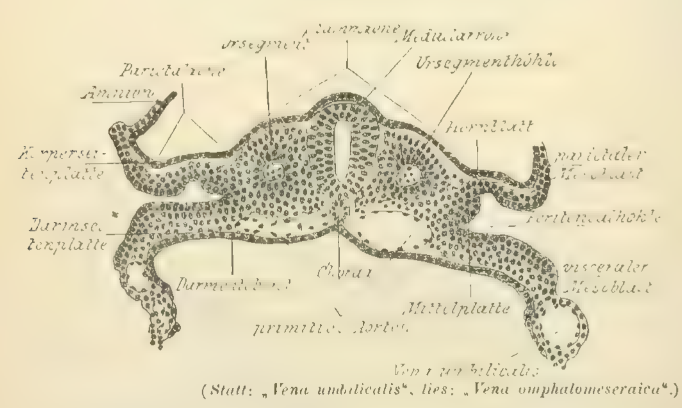


Fig. 49. Querschnitt durch einen Schafembryo von 17 Tagen und 16 Stunden und zwar durch dessen 6. Ursegmentpaar. Vergrösserung $^{132}/_{1}$.

dem Hornblatt die Körperseitenplatten, letzterer mit dem Darmentoblast die Darmseitenplatte oder Darmwand. Fig. 49.

Es communicirt also jetzt das embryonale Cölom oder die Peritonealspalte:

1. lateralwärts mit dem exoembryonalen (dem ursprünglichen Keimblasen-) Cölom;
2. cranialwärts mit der Pleuropericardialhöhle, die sich in caudaler Richtung ausdehnend mit ihm in Höhlenverbindung gesetzt hat,

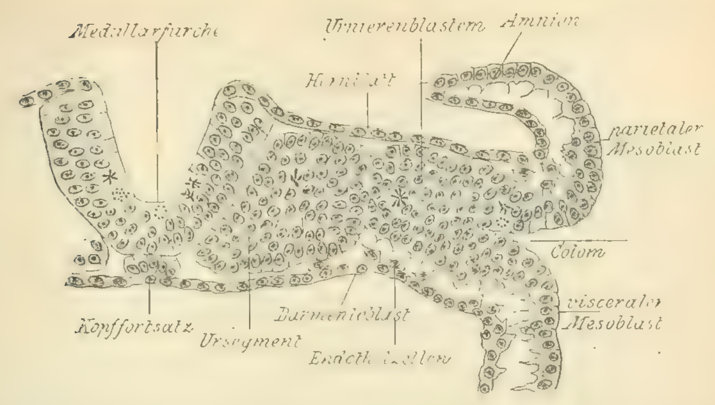


Fig. 50. Querschnitt durch einen Schafembryo von $16^1/_2$ Tagen mit 6 Paar Ursegmenten. Ende des 6. Segmentes. Vergrösserung $^{210}/_1$.

lateral aber durch eine Mesenchymbrücke (Fig. 41 links unten) von dem den Kopf umgebenden exoembryonalen Cölom getrennt ist.



Fig. 51. Querschnitt durch die Mitte des 5. Segmentpaares eines Schafembryo von 15 Tagen $7^1/_2$ Stunden mit 7 Ursegmentpaaren. Vergrösserung $^{210}/_1$.

3. Die Ursegmenthöhlen der vordersten vier Segmente (Kopfsegmente beim Schaf) setzen sich mit der Pleuropericardialhöhle und diese ihrerseits nach Lösung der obenerwähnten Mesenchymbrücke mit dem exoembryonalen Cölom in Communication.

Dadurch entsteht im Gebiete der vordersten vier Segmente ein segmentales bis in die Stammzone des

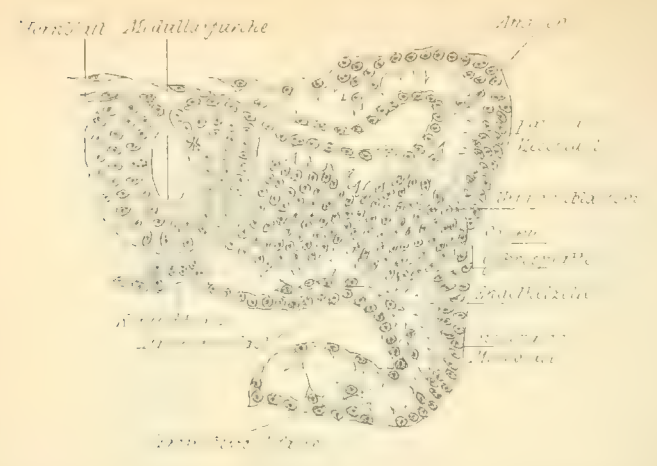


Fig. 52. Querschnitt durch das 6. Segmentpaar des in Fig. 38 abgebildeten Embryos. Vergrösserung $^{210}/_{1}$.

Fig. 53. Querschnitt durch das 9. Segment des 16 Tage alten Schafembryo in Fig. 59. Vergrösserung $^{310}/_{1}$.

Embryo reichendes Cölom (Fig. 48). Später hebt sich diese Communication des exoembryonalen Cöloms mit der Ursegmenthöhle durch Ausfüllung der Ursegmenthöhle wieder

auf. Die hinter den ersten vier Segmenten auftretenden Ursegmenthöhlen treten niemals mit der Peritonealhöhle in Verbindung, bleiben also auch stets vom exoembryonalen Cölom geschieden (s. Fig. 49).



Fig. 54. Sagittalschnitt durch den Urnierengang eines 17 Tage und 5 Stunden alten Schafembryo mit 12 Ursegmentpaaren. Vergrösserung $^{310}/_{1}$.

In Querschnitten durch Embryonen von 5—6 Segmenten bemerkt man auch die erste Anlage des Harngeschlechtsapparates, in Gestalt der Urniere.



Fig. 55 und Fig. 56. Querschnitte durch einen Hundeembryo mit 17 Ursegmenten vom 19. Tage nach der Begattung. Vergrösserung $^{500}/_{1}$.
Aus dem hinter das segmentirte Körpergebiet des Embryo fallenden Schnitte in Fig. 55. ist die Abspaltung des Urnierenganges aus dem Hornblatt ersichtlich.
In Fig. 56 sind die zu dieser Abspaltung Kerntheilungsfiguren in den Zellen des Hornblattes abgebildet.

An solchen Embryonen reicht das ursprünglich nur exoembryonale Cölom bis in den Embryo herein, scheidet, wie wir sahen, in Gestalt der Peritonealspalte das Mesenchym in visceralen und parietalen Mesoblast und führt damit zur Bildung der Körper- und Darmseitenplatten.

Körperseitenplatte und Darmseitenplatte hängen jederseits lateral von den Ursegmenten durch die sich später von letzteren scharf abgrenzende Mittelplatte (Fig. 49) zusammen, während sie peripher in die Mesoblastschichte des Amnios resp. des Darmes und der Nabelblase sich fortsetzen.

Als erste Anlage des provisorischen Excretionsapparates tritt nun beiderseits ein mit der Mittelplatte und ursprünglich auch mit dem 5. und 6. Ursegment zusammenhängender drehrunder Strang auf, der wohl in caudaler, aber nicht cranialer Richtung sich weiter von der Mittelplatte abgliedert und wegen seiner Beziehungen zu derselben und aus vergleichend embryologischen Gründen als eine verdeckte[1]) Ausstülpung der Peritonealspalte aufgefasst werden darf. Man bezeichnet ihn als Urnierenblastem. (Fig. 51.)

Während seiner Längenzunahme in caudaler Richtung trennt sich das Urnierenblastem von den Ursegmenten und der Mittelplatte ab und nimmt epitheliale Structur an. (Fig. 52.)

Der lateral vom Urnierenblastem gelegene Rest der Mittelplatte, der den parietalen und visceralen Mesoblast verbindet und zugleich die mediale Grenze der Peritonealspalte bildet, heisst nun Gekrösplatte, weil aus ihm auf später zu erörternde Weise das den Darm an die Wirbelsäule heftende Gekröse, das Mesenterium, hervorgeht. In dem Urnierenblastem treten nun bald hintereinander liegende Lichtungen, die Urnierenbläschen, auf (Embryonen von 10 Segmenten) die beim Hunde vorübergehend durch eine enge Spalte mit der Peritonealhöhle communiciren, sich aber bald von ihr abschnüren und zu kurzen, auch dorsalwärts blind geschlossenen Canälchen sich umwandeln. Diese primitiven Urnierenbläschen wachsen also zu Quercanälchen der Urniere aus, und diese beginnen sich alsbald S-förmig zu schlängeln.

Um diese Zeit wird auch die Anlage eines Ausführungsganges der drüsigen Urniere sichtbar, indem sich vom 9. Segmente ab vom dorsalen Ende der noch kurzen Canälchen ein drehrunder, zuerst solider Epithelstrang abgliedert, der bald eine Lichtung erhält, mit welcher nachträglich die Bläschen (Hund) oder Canälchen (Schaf) communiciren.

Dieser Urnierengang wächst nun, in eine dorsale Ectoblastrinne eingepresst, rascher als die Urnierenanlage caudalwärts aus und verlöthet mit dem Ectoblast. Fig. 54.

Bei niederen Wirbelthieren entwickelt sich am Kopfende der Urniere eine Vor- oder Kopfniere, deren Canälchen mit dem Cölom in Verbindung bleiben und an deren innerer Mündung sich ein Gefässknäuel aus der Cölomwand anlegt. Bei den Säugern hat man bis jetzt nur Rudimente dieser Bildung gefunden.

Von der Verlöthungsstelle mit dem Ectoblast ab bildet sich der

1) »Verdeckt« nennt man solide, von Hohlenwänden oder Oberflächen ausgehende Aus- oder Einstülpungen, welche spalten- oder schlauchförmigen Ausstülpungen anderer Objecte, namentlich niederer Typen gleichwerthig sind, ihre Lichtung aber erst nachträglich erhalten.

Urnierengang in anderer Weise als vorne, wo er als cylindrische Abschnürung aus dem Urnierenblastem entsteht, wenn in demselben die Urnierenbläschen oder Canälchen deutlich werden, nämlich durch eine namentlich an Hundeembryonen sehr deutliche Abspaltung aus dem Hornblatt in Leistenform (Fig. 55 u. 56). Die abgespaltene solide Leiste erhält später eine centrale Lichtung und mündet bei Schafsembryonen mit 19 Segmenten schon völlig selbstständig in den Hinterdarm.

Die Urnierencanälchen nehmen auch an Länge zu, schlängeln sich, und so entsteht eine beiderseits vom Darme gelegene umfangreiche,

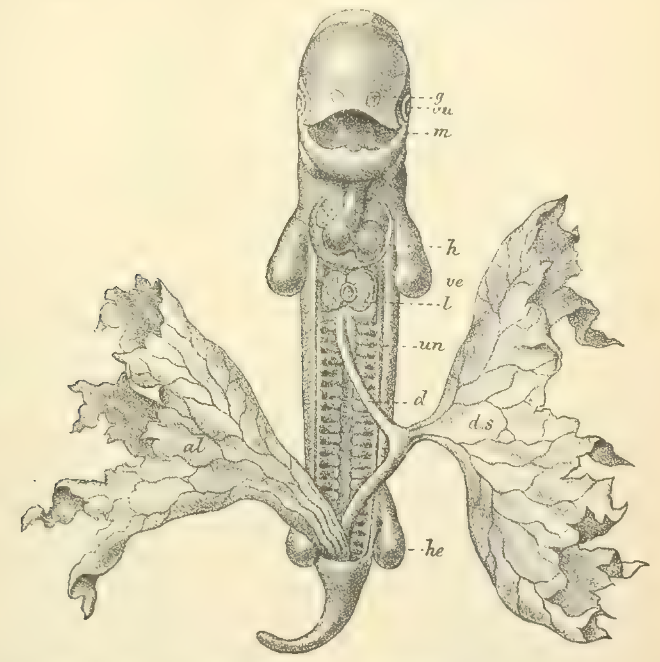


Fig. 57. Hundeembryo von 25 Tagen. Vergrösserung $^5/_1$ etwas gestreckt und in Bauchansicht nach v. Bischoff.

d Darmrohr; *ds* Dottersack oder Nabelblase; *al* Allantois; *un* Urniere; *l* die beiden die Lichtung der abgeschnittenen Vena omphalomesenterica umgreifenden Leberlappen; *ve* und *he* vordere und hintere Extremitat; *h* Herz; *au* Auge; *g* Geruchsgrübchen; *m* Mund.

zusammengesetzt schlauchförmige Drüse mit ihrem zuerst dorsal, später mehr lateral gelegenen Ausführungsgange, welche weit in Bauchhöhle vorspringt (siehe auch Fig. 60, 45 und 101).

Die aus den Urnierenbläschen bestehenden blinden Enden der Urnierencanälchen erweitern sich hohlkugelförmig. Von den primitiven Aorten aus sprossen Quergefässe in die Urniere ein, bilden an ihren Aesten Gefässknäuel und stülpen mit diesen den einen Pol des hohlkugelig erweiterten Endes der Urnierencanälchen ein. Die Epitheltapete des eingestülpten Theils flacht sich ab, am nicht eingestülpten Theil

besteht sie aus cubischen Zellen. Nun umfasst also jedes Urnierencanälchen mit seinem blinden Ende oder der Bowmannschen Kapsel einen Gefassknäuel (Malpighisches Körperchen). Die Urnierencanälchen bilden durch Sprossung secundäre und tertiäre Canälchen, welche ebenfalls Malpighische Körperchen tragen. So entstehen allmählich zusammengesetzte Harnkanälchen, welche mit einem Malpighischen Körperchen beginnen, gewunden verlaufen und in Sammelröhren enden. Nur der craniale, später zu den Keimdrüsen in engere Beziehung tretende Theil der Urniere (Sexualtheil der Urniere) behält seine eiufachen Canälchen.

Das ganze Organ besteht, abgesehen von seiner später zu berücksichtigenden Beziehung zum Geschlechtsapparat, bei Anamnien als bleibender Excretionsapparat. Bei den Saugethieren tritt er nach Anlage der Keimdrüsen unter ausgiebiger Rückbildung theilweise in engere Beziehung zum Generationsapparat, wahrend sich, wie wir sehen werden, die bleibende Niere erst nachträglich aus dem caudalen Ende des Urnierenganges bildet.

Nach meinen, namentlich an Hundeembryonen gewonnenen Erfahrungen entsteht also die Urniere aus einer Reihe freilich nicht mehr so deutlich wie bei niederen Wirbelthieren erkennbaren Cölomausstülpungen und damit, ebenso wie der proximale Theil des sich vom Urnierenblastem abschnürenden Urnierenganges aus mesoblastischem Material.

Die Art und Weise, wie der Urnierengang weiter caudalwärts durch Abspaltung einer Ectoblastleiste gebildet wird, muss als etwas Secundäres aufgefasst werden, da die vergleichende Embryologie lehrt, dass die Urniere (z. B. bei Knorpelfischen) ursprünglich auf dem Rücken des Embryo ausmündete, und dass die Beziehungen des Urnierenganges zum Hinterdarme erst später erworben sind.

Am caudalen Leibesende fällt nun auch in Embryonen mit ca. 10 Segmentpaaren ein sehr deutliches quergestelltes mondsichelförmiges Divertikel des Hinterdarmes auf, die erste äusserlich scharf ausgeprägte Abgliederung des embryonalen ausserhalb des Körpers gelegenen Harnsackes oder der Allantois, welche schon vor der Urniere angelegt, rasch zu einer transversal gestellten (Wiederkäuer und Schwein) oder rundlichen Blase (Pferd, Fleischfresser, Kaninchen) heranwächst und in welche, wie im Kapitel über die Entwickelung des Harngeschlechtsapparates gezeigt werden wird, die Urnierengänge einmünden.

Die im Bereiche des embryonalen Kopfendes gelegene vordere Darmpforte (Fig. 58 *B*) erhält durch starke Einbiegung und nachträgliche Verwachsung der die Darmrinne seitlich begrenzenden und die Pleuropericardialhöhle enthaltenden Falten (Fig. 41) eine wesentliche Vertiefung. Der ventralen Einbiegung dieser als Darmfalten bekannten Ränder folgt alsbald eine in der Medianebene platzgreifende Verwachsung der Faltenkuppen (Fig. 42), und so bildet sich ein

medianes Septum in der durch caudale Verlängerung ihrer Schenkel sich vergrössernden Pleuropericardialhöhle. Diese liegt jetzt als deut-

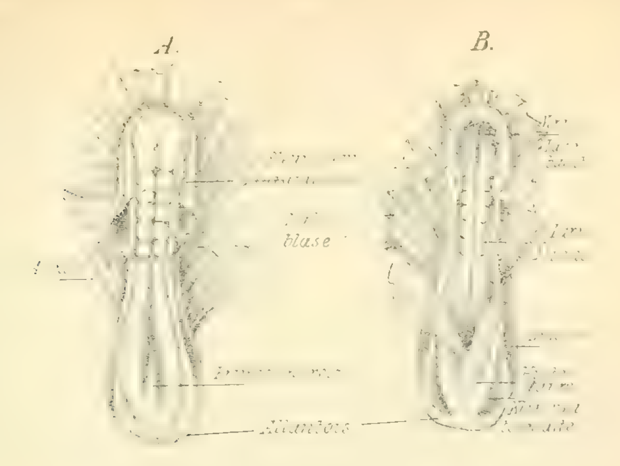


Fig. 58. Schafembryo von 16 Tagen und 6 Stunden. Vergrösserung $^{12}/_{1}$.
A Rückenansicht. *B* Bauchansicht.

liche spindelförmige Auftreibung unter der in grösserer Ausdehnung geschlossenen vorderen Darmhöhle, deren etwa dreieckiger Querschnitt

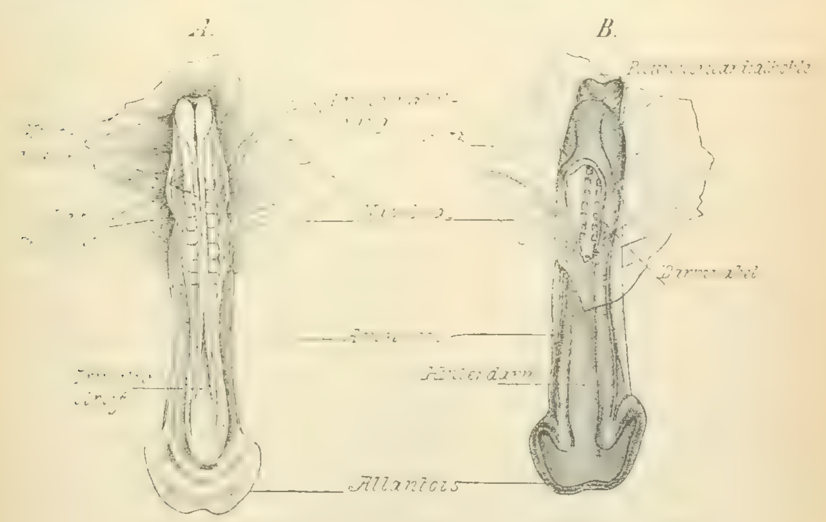


Fig. 59. Schafembryo von 16 Tagen. Vergrosserung $^{12}/_{1}$.
A Rückenansicht. *B* Bauchansicht.

in Fig. 42 auffällt. In der Pleuropericardialhöhle beginnt die Bildung des Herzens. (Siehe Entwicklung des Herzens.)

Ein Vergleich der Bauchflächen der in den Figuren 58*B* und 59*B*

abgebildeten beiden Embryonen zeigt den Verschluss der Darmrinne klarer, als umständliche Beschreibung, und namentlich auch die wesentlich fortgeschrittene Ausbildung des Hinterdarms durch craniale Verschiebung des Randes der hinteren Darmpforte.

Der Darmnabel hat sich wesentlich verengt, damit ist fast der ganze anfänglich rinnenförmige Darm in Röhrenform übergeführt worden (siehe Fig. 59*B*).

Mit dem völligen Verschluss des Darmnabels durch stetige Verengerung der in den Nabelblasenstiel führenden Oeffnung wird die ganze Darmanlage in ein den Embryo der Länge nach durchziehendes aber vorn und hinten noch blind endigendes Rohr umgewandelt. Mund und Afteröffnung bilden sich erst später als Einstülpungen des Ectoblasts, die in das Darmrohr durchbrechen. Die grossen Anhangsdrüsen des Darmes, der Leber und die Bauchspeicheldrüse, entstehen durch nachträgliche Ausstülpungen des Darmrohres, ebenso legen sich durch ventrale Ausstülpung des Darmes der Kehlkopf, die Luftröhre mit ihren Verzweigungen und die Lunge an, was hier vorgreifend nur der Vollständigkeit halber bemerkt sei.

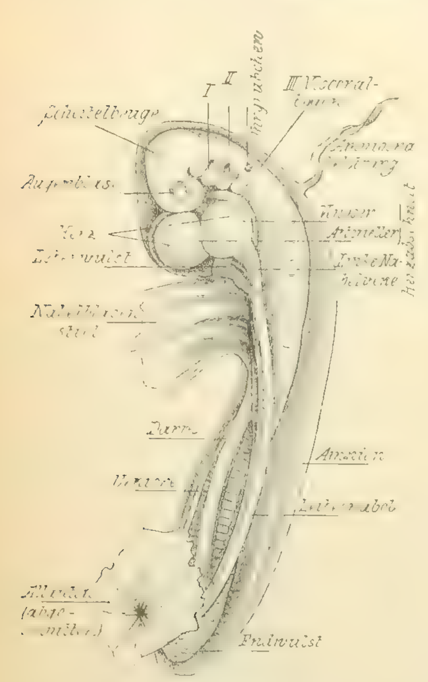


Fig. 60. Schafembryo von 18 Tagen und 8 Stunden. Vergrösserung $^{12}/_{1}$.

Der mit seinen Rändern in das Amnion übergehende Leibesnabel klafft dagegen noch längere Zeit, und man kann durch die von ihm umrahmte Oeffnung noch einige Zeit die den Darm flankirenden Urnieren erkennen. Endlich schliesst auch er sich durch mediane Verwachsung seiner Ränder, und eine feine weisse, vom Halse über die Brustwand weg gegen den runden Bauchnabel verlaufende, der späteren Linea alba entsprechende, namentlich an Embryonen des Schweines auffallende Linie markirt dann auch äusserlich noch vorübergehend die Verwachsungsstelle der Körperwände.

In die so gebildete Brust- und Bauchwand wächst später von der Stammzone aus Musculatur ein, und durch die in ihrem Bindegewebe sich differenzirenden Skelettheile (Brustbein, Rippen, Becken) erhält die Rumpfwand ihre wesentlichen Stützen.

Entwicklung des Kopfes und Gesichtes.

Die weitere Ausbildung des bislang nur wenig ausgebildeten Kopfendes (siehe Fig. 35 u. 59) wird vor allem durch die weitere Entfaltung der Hirnanlage beherrscht, die wir im Stadium der drei primitiven Hirnbläschen verlassen haben.

Das erste Hirnbläschen treibt, ehe es sich in zwei hinter einander gelegene Abschnitte gliedert, rechts und links eine blasenförmige Ausbuchtung, die durch einen hohlen Stiel mit der Wand in Zusammenhang bleibt. Diese seitlichen Divertikel und ihr Stiel bilden die ersten Anlagen des Sehorganes oder die primitiven Augenblasen mit dem Augenblasenstiel.

Die nasale Portion des ersten Hirnbläschens bläht sich, wächst rascher und grenzt sich als secundäres Vorderhirn von dem hinter

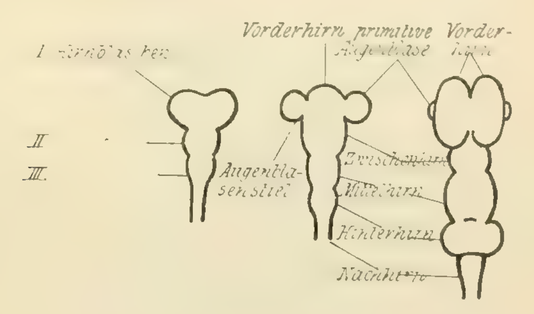


Fig. 61. Schema zur Hirngliederung.

ihm gelegenen, mit dem Augenblasenstiel zusammenhängenden, weniger stark wachsenden hinteren Abschnitte oder dem Zwischenhirne ab. Eine sagittale Furche scheidet die einheitliche Grosshirnanlage sehr früh in die beiden Hemisphärenanlagen.

Das zweite Hirnbläschen geht keine wesentliche Neugliederung ein und wird Mittelhirn. Das dritte dagegen scheidet sich ebenfalls, und zwar durch eine transversale Furche in das secundäre Hinterhirn oder das spätere Kleinhirn mit der Brücke und das secundäre Nachhirn oder das verlängerte Mark.

Selbstverständlich communiciren der gegebenen Schilderung nach die Lichtungen sämmtlicher Hirnbläschen oder die späteren Ventrikel nicht nur unter sich, sondern auch mit der Lichtung des inzwischen völlig geschlossenen Medullarrohres oder mit dem späteren Centralcanal.

Diese von einer beträchtlichen Grössenzunahme begleitete Entfaltung des Gehirnes bedingt auch eine sehr wesentliche Ausbildung des noch häutigen Hirnschädels mit gleichzeitiger Vergrösserung des ganzen Kopfes. Das überwiegende Längenwachsthum der dorsal ge-

legenen Hirntheile, vor Allem am Vorder- und Mittelhirn, veranlasst sehr bald Krümmungen an dem ursprünglich gerade gestreckten Kopfe, durch welche das Mittelhirn an den höchsten Punkt eines Bogens gelangt, dessen nasaler Schenkel durch das Vorder- und Zwischenhirn, dessen caudaler Schenkel dagegen durch das Hinter- und Nachhirn gebildet wird (s. Fig. 62 u. 64). So entsteht der dem Gipfel des Mittelhirnes entsprechende Scheitelhöcker, vor welchem der Gesichtstheil des Kopfes tief ventralwarts eingebogen (Kopfbeuge) der Brust aufliegt, während hinter ihm das Hinterhirn an einer durch den Nackenhöcker äusserlich markirten Stelle in das verlängerte Mark übergeht (Nackenbeuge).

Durch eine mit dieser ventralen Einbiegung des Kopfes gleichzeitig auftretende ventrale Einrollung des Embryonalleibes kommt das Kopfende vorübergehend in nächste Nähe des Schweifendes zu liegen. (Fig. 63.)

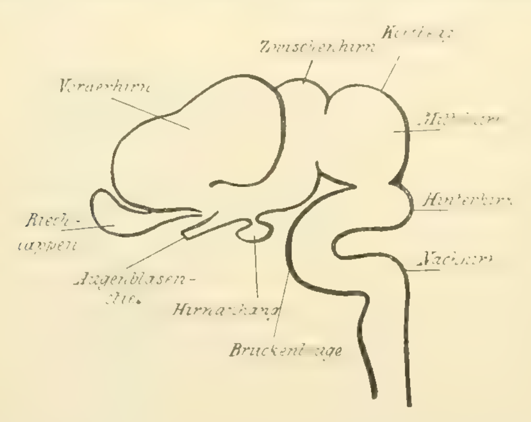


Fig. 62. Schema zur Hirngliederung und Hirnkrümmung.

In nicht minder auffälliger Weise wird die Entwicklung des Gesichtsschädels durch die Ausbildung der Sinnesorgane und die Beziehungen des Kopfes zu der in ihm gelegenen vorderen Darmhöhle und der Mundbucht beeinflusst.

In ersterer Hinsicht ist die weitere Umbildung der primitiven Augenblasen, sowie die rechts und links vom Hinterhirn in Gestalt einer mit Hornblatt ausgekleideten blindsackförmigen Grube auftretende erste Andeutung des Gehörorgans oder das Ohrgrübchen zu verzeichnen. (Fig. 60.)

Die Anlagen des Geruchs- und Geschmacksorganes sind an Vorgänge, welche zur Bildung der primitiven Mundhöhle führen, geknüpft.

Die blind endigende vordere Darmhöhle setzt sich nämlich jetzt nach zwei Richtungen hin mit der Aussenwelt in Communication. Einmal durch Bildung des Mundes und dann durch die Bildung des Kiemenapparates oder des Visceralskeletes des Kopfes.

Die Entwicklung des Visceralskeletes bei den Säugerembryonen wird verständlich durch die respiratorische Leistung, welche bei den wasserlebenden Wirbelthieren an den im Kopfe gelegenen Abschnitt des Darms, den Kopfdarm, geknüpft ist, insofern sich hier ein zeitlebens functionirender Kiemenapparat entwickelt.

Bei den Säugethieren (und den luftlebenden Wirbelthieren überhaupt) findet auf dem Wege der Vererbung zwar die Anlage dieses Apparates statt, derselbe ist aber für das Luftleben nutzlos geworden und wird nur zum Theile erhalten, weiter ausgebildet und neuen Functionen angepasst. Immerhin wiederholt er in seinem Auftreten vorübergehend Bildungen, welche bei niederen wasserlebenden Wirbelthieren zeitlebens bestehen und die zunächst in der Entwicklung der Kiemen-, Schlund- oder Visceralbogen und der sie trennenden Kiemen-, Schlund- oder Visceralspalten gegeben sind.

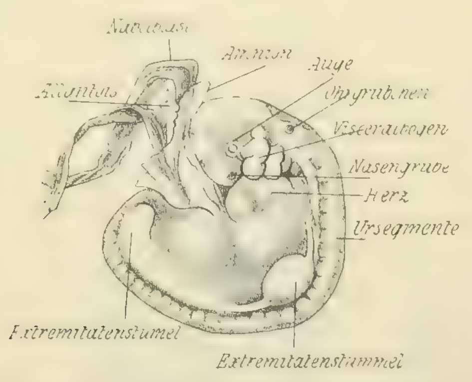


Fig. 63. Schafembryo von 20 Tagen. Vergrösserung ca. $^5/_1$.

Es entstehen nämlich, noch während der Kopf gerade gestreckt ist oder sich eben erst einzubiegen beginnt, an dem blindgeschlossenen Kopfdarmende paarige hintereinanderliegende blindsackförmige Ausbuchtungen des Darmentoblasts, die Visceral- oder Schlundtaschen, welche unter Verdrängung des in der Darmwand gelegenen Mesenchymes bis an die Innenfläche des Hornblattes heranreichen und mit ihm verlöthen. Ihnen entsprechen alsbald äussere, freilich viel seichtere transversal gestellte Furchen, die ich von allen Haussäugethieren am schönsten bei den Fleischfressern ausgebildet finde (Fig. 64). Sie sind nicht durch Einstülpung, sondern durch Oberflächenerhebung ihrer Umgebung entstanden. Ihr Grund wird durch die Verschlussplatte, die aus je einer Lage Darmepithel und Hornblatt besteht, abgeschlossen (s. Fig. 93). Durch nachträgliches Einreissen können die Visceraltaschen in Spalten umgewandelt werden, die nach innen in den Kopfdarm, nach aussen auf die Haut führen und nun Visceral- oder Schlundspalten heissen. Zwischen diesen bei den Säugethieren in der Fünfzahl hintereinander auftretenden und von aussen nur theilweise sichtbaren Furchen haben sich

durch Verdickung der Mesenchymwand der vorderen Darmhöhle vier Paar spangenartig den Kopfdarm umgreifende, in caudaler Richtung an Grösse abnehmende Wülste, die Kiemen-, Schlund- oder Visceralbogen ausgebildet, in deren Achse bei voller Entwicklung je ein Blutgefäss und ein Nerv verläuft.

Bei den wasserlebenden und durch Kiemen athmenden Wirbelthieren kann nach Ausbildung der Mundöffnung und Einreissen der Schlussplatten das Wasser in den nun gebildeten Schlund- oder Kopfdarm eindringen und durch die Kiemenspalten ausgestossen werden. Hierbei muss es an von den Kiemengefässen aus gespeisten sehr complicirten und blutreichen Schleimhautfalten, den Kiemenblättern, vorbeipassiren, wobei die im Blute enthaltene Kohlensäure an das

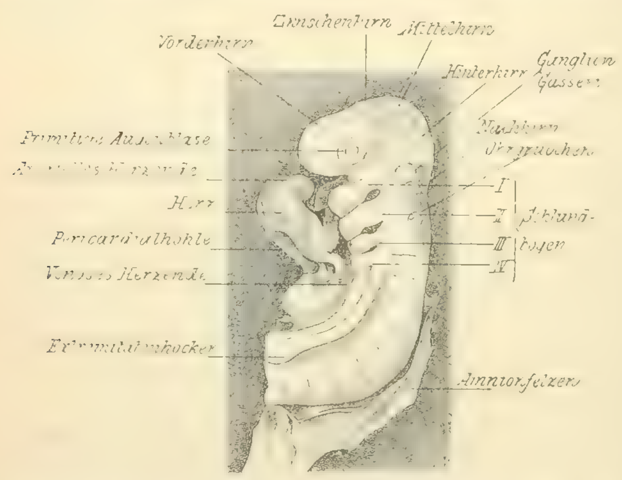


Fig. 64. Vordere Hälfte eines Hundeembryo mit 22 Ursegmentpaaren von 18 Tagen und 4 Stunden. Vergrösserung $^{10}/_{1}$.

Athemwasser abgegeben und dafür Sauerstoff aus demselben aufgenommen wird. Bei den Embryonen landlebender Thiere aber kommt es niemals zur Kiemenbildung und damit auch nie zur Kiemenathmung, sondern die Kiemenbogen und Kiemenfurchen werden theils neuen Functionen angepasst, theils gänzlich rückgebildet.

Der erste Visceralbogen oder Kieferbogen bildet die Grundlage des Gesichtes, aus dem zweiten oder Zungenbeinbogen geht ein Theil, aus dem dritten noch ein weiterer Theil des Zungenbeinapparates hervor. Diese Bogen können also als wirkliche, den Mund- und Schlunddarm umspannende »Visceralbögen« den functionslos gewordenen und baldiger Rückbildung verfallenden »Kiemenbögen« (grösster Theil des dritten und der ganze vierte Bogen) gegenübergestellt werden.

Sämmtliche Kiemenspalten, soweit solche überhaupt durchgebrochen sind, bilden sich zurück und schliessen sich in der Reihenfolge, in der sie auftraten, von vorne nach hinten. Nur von der ersten,

für die Entwicklung des Gehörorganes wichtigen, bleibt eine dem ventralen Ende derselben nahe gelegene, durch Erhebung ihrer Ränder vertiefte Stelle, die Anlage des äusseren Gehörgangs und der Ohrmuschel, zurück.

Die kräftig sich entwickelnden beiden ersten Bogen verdecken und überwachsen die hinter ihnen gelegenen abortiven Bogen sehr bald von aussen her und in caudaler Richtung, wodurch die Lange des von sämmtlichen Bogen umspannten Mundrachenraumes bei älteren Embryonen relativ kürzer als bei jüngeren sein muss (vergleiche Figg. 64 und 65). In Folge dieses ungleichen Wachsthums bildet sich am caudalen Rande des Zungenbeinbogens eine Vertiefung, die Halsbucht, in deren Grund der abortive dritte und vierte von aussen kaum mehr sichtbare Kiemen-

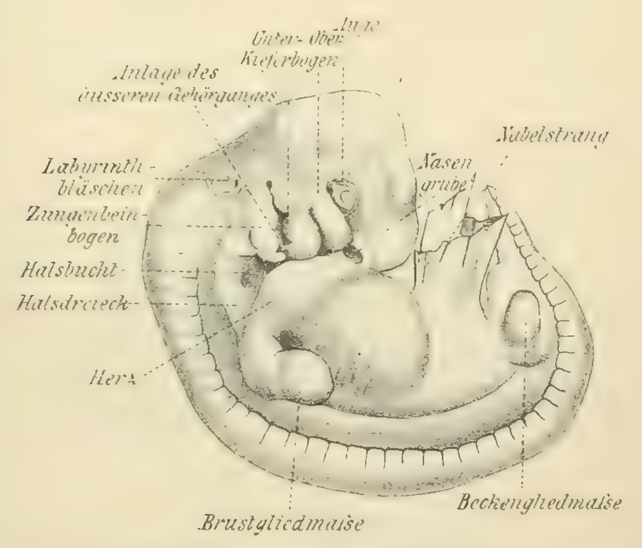


Fig. 65. Schafembryo von 24 Tagen. Vergrösserung ca. $^{5}/_{1}$.

bogen liegt. Am caudalen Rande des Zungenbeinbogens sprosst ein dem Kiemendeckel der Fische entsprechender Fortsatz nach hinten und aussen und schliesst mit der Leibeswand verwachsend die Halsbucht, die somit dem unter dem Kiemendeckel der Fische und Amphibien gelegenen und die eigentlichen Kiemenbogen bergenden Raume gleichwerthig ist, nach aussen ab. Ein hinter derselben mit dorsal gerichteter Basis keilförmig einspringendes und das Herz von der gesammten Kiemenregion trennendes Feld, das Halsdreieck, spielt bei der Entwicklung des Halses eine wesentliche Rolle.

Ob die Visceralfurchen oder Kiemenfurchen auch bei den Säugethieren durchbrechen und in welcher Zahl, ist noch eine strittige, und da es sich nur um einen rudimentär gewordenen und in physiologischer Hinsicht für den Embryo ganz gleichgiltigen Vorgang handelt, auch sehr nebensächliche Frage. Dass die Furchen nicht nur durchbrechen sondern auch bestehen bleiben können, wird bewiesen durch die

als Hemmungsbildungen Zeit Lebens bestehenden »Halskiemenfisteln«, die ihre Entstehung einem theilweisen Offenbleiben der Halsbucht, von der aus man entweder in einen engen, wechselnd langen, blinden Canal, eine stehengebliebene Kiemenfurche, oder in einen mit Schleimhaut ausgekleideten, in den Rachen führenden Gang gelangen kann (stehengebliebene Kiemenspalte).

Noch vor der ersten deutlichen Modellirung der Kiemenbogen bemerkt man eine leistenförmige Verdickung der unter dem Vorderhirnbläschen gelegenen Parietalzone in Gestalt des Stirnnasenfortsatzes,

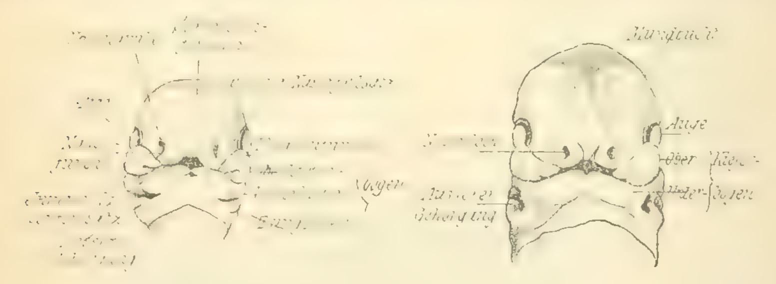


Fig. 66. Kopf eines Katzenembryos. Vergrösserung ca. $^4/_1$.

Fig. 67. Kopf eines etwas älteren Katzenembryos von 1 *cm* Länge. Vgr. ca. $^4/_1$.

der einen Theil des oberen Randes einer seichten quergestellten Spalte der Mundbucht bildet, während deren unterer Rand und der Rest der oberen Begrenzung durch den Kieferbogen gebildet wird.

Die beiden Kieferbogen gabeln sich nämlich in einen Ober- und Unterkieferfortsatz (s. Figg. 64 und 65). Die Unterkieferfortsätze wachsen spangenartig aus, um sich mit einander zum Unterkieferbogen zu verbinden. Gleichzeitig aber sprosst auch der Oberkieferfortsatz



Fig. 68. Kopf eines ca. 1 Monat alten Schafembryos. Vergrösserung $^4/_1$.

hervor, ohne jedoch seinen Gespan von der anderen Seite zu erreichen, denn zwischen beiden schiebt sich von oben her der Stirnnasenfortsatz wie eine Schaufel ein.

Damit ist die Mundbucht allseitig begrenzt worden und nimmt nun parallel der Erhebung ihrer Ränder an Tiefe zu, während sie zugleich etwa in die Gestalt einer quergestellten Raute übergeht, Verhältnisse, die aber erst deutlich zu erkennen sind, wenn das anfänglich vor ihr gelegene Herz etwas nach hinten gerückt ist und dadurch besseren

Einblick erlaubt. Die von der Mundbucht begrenzte Höhle heisst **primitive Mundhöhle**. Sie ist aber noch durch die **primitive Rachenhaut**, eine dünne Lage des die Mundhöhle auskleidenden Hornblattes von der Vorderdarmhöhle getrennt. Erst nach der Lösung communicirt die vordere Darmhöhle durch die Mundhöhle mit der Aussenwelt.

Mit Ausbildung des Unterkieferbogens, der Oberkieferfortsätze und des Stirnnasenfortsatzes ist zugleich die Grundlage des Gesichtes und zwar nicht nur hinsichtlich der späteren, aus dieser Anlage hervorgehenden knöchernen Theile, sondern auch der letztere äusserlich deckenden Weichtheile (Backen, Lippen, häutige und knorpelige Nase) gegeben.

Gleich nach der Gabelung des Kieferbogens fallen rechts und links von dem ursprünglich einheitlichen Stirnnasenfortsatz (Fig. 65, 66 u. 67) zwei mit verdicktem Epithel des Hornblattes ausgekleidete Grübchen,

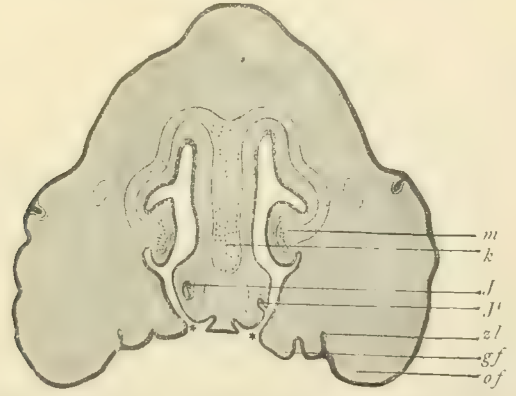


Fig. 69. Querschnitt durch den Gesichtsschädel eines Schweineembryos von 3 *cm* Scheitelsteisslänge; nach O. Hertwig.

Man sieht die Nasenhöhlen an der mit * bezeichneten Stelle mit der Mundhöhle communiciren, *k* knorpelige Nasenscheidewand, *m* knorpelige Nasenmuschel, *J* Jacobson'sches Organ, *J'* Einmündung desselben in die Nasenhöhle, *gf* Gaumenfortsatz, *of* Oberkieferfortsatz, *zl* Zahnleiste.

die **Nasengruben**, auf und treten sehr bald durch zwei zum oberen Mundrande führende Furchen, die **Nasenfurchen** (Fig. 66), in Beziehung zur primitiven Mundhöhle. In die äussere Seite dieser Furche läuft jederseits eine medial vom Oberkieferfortsatz gelegene und zum Auge führende Rinne, die **Thranenfurche**, aus (Fig. 66 u. 67). Durch Erhebung der Ränder vertiefen sich die anfänglich seichten Nasengruben und Nasenfurchen. Die aufgeworfenen Ränder selbst werden jederseits zum **äusseren** und **inneren Nasenfortsatz**. Der zwischen den beiden inneren, durch eine seichte mediane Kerbe getrennten Nasenfortsätzen gelegene Rest des Stirnfortsatzes verschmälert sich allmählich und begrenzt den medianen Theil der Mundhöhle von oben. Er liefert den **Nasenrücken** und die **Nasenscheidewand** im weitesten Sinne (Knochen

und Knorpel), sowie die Zwischenkiefer. Die äusseren Nasenfortsätze fussen mit ihren unteren Rändern auf dem distalen Ende des Oberkieferfortsatzes, von dem sie äusserlich durch die Thränenfurche getrennt sind. Aus ihnen gehen die seitliche Wand der Nase und die Nasenflügel hervor.

Eine an der medialen Wand jeder Nasengrube befindliche kleine Vertiefung ist die erste Anlage des später mit der Nasenscheidewand verbundenen Jacobson'schen Organes.

Durch Verwachsung der Nasenrinnenränder, speciell des inneren Nasenfortsatzes mit dem Oberkieferfortsatze, wird die Nasenrinne jederseits in den Nasencanal umgewandelt, der durch das äussere Nasenloch über dem oberen Mundrande auf der Haut (Fig. 68), durch das innere Nasenloch aber in die primitive Mundhöhle dicht hinter dem Mundrande ausmündet. Damit ist die Anlage des Geruchsorganes in

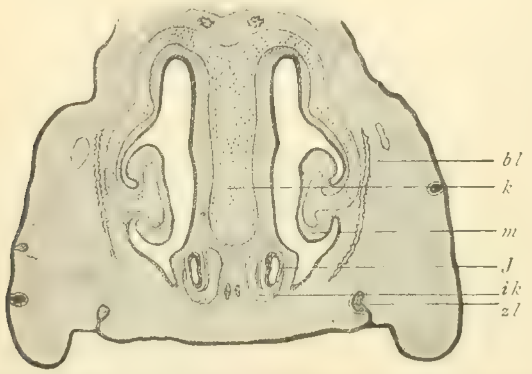


Fig. 70. Querschnitt durch den Gesichtsschädel eines Schweineembryos von 5 *cm* Scheitelsteisslänge; nach O. Hertwig
k knorpelige Nasenscheidewand, *m* Nasenmuschel, *J* Jacobson'sches Organ mit *ik* Jacobson'schen Knorpel, *zl* Zahnleiste, *bl* Belegknochen.

enge Beziehung zur Mundhöhle getreten, um eine respiratorische Nebenleistung zu übernehmen, und man muss nun stricte einen respiratorischen Theil der Nasenhöhle von der regio olfactoria derselben unterscheiden. Die letztere, mit einem vom Hornblatte stammenden Sinnesepithele ausgekleidet, rückt mehr und mehr an die Schädelbasis und wird von Fäden der Riechnerven versorgt. Sie bleibt relativ klein; nur auf die hintere Gegend der oberen Muskel, das Siebbeinlabyrinth und den entsprechenden Theil der Nasenscheidewand beschränkt. Die pars respiratoria dagegen erhält einerseits durch das Längenwachsthum des Gesichtsschädels (das nur bei den kurzschnauzigen Hunderassen und der Katze ein geringes ist), andererseits durch die Muschelbildung und die Ausbildung von Nebenhöhlen eine sehr beträchtliche Oberflächenentwicklung. Vor allem wird auch ein Theil der primitiven Mundhöhle zur Bildung dieser pars respiratoria verwendet. Es wachsen nämlich

jederseits von der medialen Fläche des Oberkieferfortsatzes horizontale Falten, die Gaumenfortsätze oder die Gaumenplatten, aus und scheiden die primitive Mundhöhle in zwei übereinander liegende Etagen.

Beide stehen noch eine Zeit lang durch die mediane, zwischen den Gaumenplatten befindliche Gaumenspalte in Communication, und erst, wenn die Gaumenplatten zusammenstossen und durch die Gaumennaht verwachsen, ist die Trennung der Nasenhöle von der definitiven Mundhöhle vollzogen.

Von oben her ist inzwischen die Nasenscheidewand herunter gewachsen, halbirt die Nasenhöhle und verlöthet mit der Nasenfläche des Gaumens.

Die obere Etage der primitiven Mundhöhle wird in die Nasenhöhle einbezogen, und ist von dem aus den Nasengrübchen entstandenen Labyrinth als der nach hinten durch die Choanen in den Rachen führende Nasenrachengang wohl zu unterscheiden.

Die untere Etage der primitiven Mundhöhle wird definitive Mundhöhle bis zum Arcus glossopalatinus. Aus ihrem Boden entsteht die Zunge, aus ihrem Dach durch Abschnürung die Hypophyse.

Die äussere Nase (Schnauze, Nasenspiegel, Rüsselscheibe) bildet sich aus dem Stirnfortsatze und den Nasenfortsätzen in der Weise, dass sich der zwischen den Nasenfortsätzen (s. Fig. 66, 67, 68) gelegene Stirnfortsatz mehr und mehr verschmächtigt und etwas von den sich erhebenden Nasenfortsätzen überwachsen wird. Die medialen Wände der inneren Nasenfortsätze nähern sich bis zur Berührung und verwachsen entweder bis auf eine Spur der sie vorübergehend trennenden und auf die Oberlippe hereinreichenden senkrechten Furche (Raubthiere) oder es bleibt diese Spalte in ihrer ganzen Ausdehnung Zeit lebens bestehen und bildet eine physiologische mediane Hasenscharte (gespaltene Nase gewisser Doggen). Bei den Hufthieren dagegen kommt es niemals zur nennenswerthen Ausbildung dieser Furche, und ihre Nasenfläche ist demnach glatt und ungekerbt.

Die complicirte Bildungsgeschichte des Gesichtes erklärt die bei den Hausthieren durchaus nicht seltenen Missbildungen desselben, bei denen es sich fast ausnahmslos um Hemmungsbildungen durch Offenbleiben von Spalten, die sich normaler Weise schliessen sollten, oder um behinderte Ausbildung der Ober- und Unterkieferfortsätze und des Stirnnasenfortsatzes handelt. Je nachdem die Spaltbildungen nur die Weichtheile betreffen oder auch die knöcherne Grundlage des Gesichtes, veranlassen sie die verschiedenen Grade der medianen oder seitlichen Lippen- und Kieferspalten oder Hasenscharten an der Stelle der Verbindung des Oberkiefers mit dem Zwischenkiefer oder zwischen den beiden inneren Nasenfortsätzen. Offenbleiben der Thränenfurche führt zur ein- oder doppelseitigen schiefen Gesichtsspalte. Bei mangelhafter Verwachsung des Oberkieferfortsatzes mit dem Unterkieferbogen bleibt die Mundspalte abnorm gross (Makrostomie oder quere Gesichtsspalte), bei zu weitgehender Verwachsung beider wird dagegen die Mundöffnung abnorm klein oder fehlt äusserlich gänzlich (Mikrostomie, Astomie). Behinderte Entwicklung der Kieferfortsätze führt zu einer mehr oder minder ausgesprochenen Defectbildung des Gesichtes (Aprosopie), die vielfach noch mit schiefen oder queren Gesichtsspalten gepaart sein kann.

Mangelhafte Vereinigung der Gaumenplatten endlich bedingt die häufige Gaumenspalte oder den »Wolfsrachen«, der entweder für sich oder gepaart mit anderen Difformitäten des Gesichtes beobachtet wird. Am seltensten ist das bisher nur bei Wiederkäuern und Schweinen beobachtete mit Synotie verbundene Fehlen des Unterkiefers oder die Agnathie. Die bei Schafen nicht seltene einseitige oder beiderseitige Verdoppelung des Unterkiefers, bei der am eigentlichen Unterkiefer noch eine kleine zahntragende Kieferhälfte sitzt, führe ich auf eine anomale Sprossung des Unterkieferfortsatzes zurück.

Durch die weitere Ausbildung des Halses, welche sich vorzüglich unter Betheiligung des Halsdreieckes und mit gleichzeitiger caudaler Verschiebung des Herzens vollzieht, erhält der Kopf dem Rumpfe gegenüber eine immer grössere Selbstständigkeit und richtet sich, durch Zurückbleiben der Nacken- und Scheitelregion im Wachsthum, dem Gesichtsschädel gegenüber wieder allmählich auf.

Nun werden auch die Physiognomieen der Embryonen für die einzelnen Typen charakteristisch, wobei vor Allem die relative Grösse des Hirn-

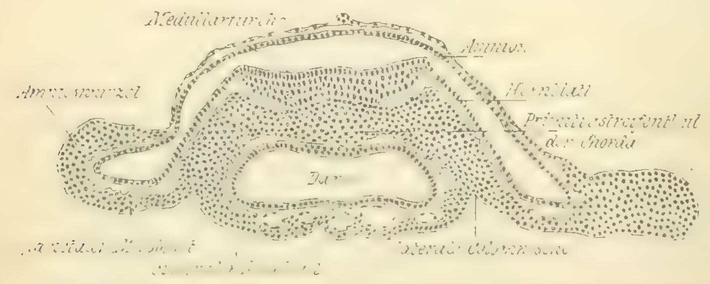


Fig. 71. Querschnitt durch den Endwulst des in Fig. 59 *A* abgebildeten Embryo (11. Schnitt vom Caudalende ab). Vergrösserung $^{90}/_{1}$.

schädels oder ganzen Kopfes dem Rumpfe gegenüber, das Auswachsen des Ober- und Unterkiefers zu schnauzen- oder rüsselartigen Bildungen, die Stellung der Nasenlöcher und die Grösse und Form der allmählich um den äusseren Gehörgang emporwachsenden Ohrmuscheln von Einfluss ist.

Entwicklung des Caudalendes und Afters.

Vor dem Verschlusse der Körperseiten- oder Bauchplatten am Leibesnabel und im Bereiche der weissen Linie wird die am Caudalende des Embryo auffallende Allantois überragt durch das knotenförmig verdickte Rumpfende des Embryo, den Endwulst oder Caudalknoten (s. Figg. 50 und 60). Derselbe enthält das Material für den einer Leibeshöhle und, mit Ausnahme eines rudimentären Darmabschnittes, auch der Eingeweide entbehrenden Rumpftheil, den Schwanz des Embryo. Das Hinterende des Embryo lässt verhältnissmässig lange Zeit primitive Zustände erkennen, die der übrige Embryonalkörper schon durchlaufen hat. Der Endwulst selbst ist geschildertermassen

der verdickte Rest des Primitivstreifs. Der Ectoblast bildet eine sehr deutliche, durch den Wulst convex emporgewölbte, aus Cylinderzellen bestehende Medullarplatte, welche sich scharf gegen das Hornblatt absetzt.

Nur langsam greift die Medullarfurche, gefolgt von der characteristischen Umbildung zum Medullarrohr, caudalwärts weiter, während aus der Axe des Knotens noch fortwährend Primitivstreifentheil der Chorda gebildet wird, und sich die zu deren Seiten gelegenen mesenchymatösen Ursegmentplatten in Ursegmente gliedern, und auch das blinde Ende des Darmes einen vergänglichen hohlen Fortsatz (Schwanzdarm) in den allmählich durch diese Vorgänge selbstständig abgegliederten Schwanz (s. Fig. 73) hineintreibt, der je nach der Species auch nach Länge und Zahl der ihn aufbauenden Ursegmente grossen Schwankungen unterliegt. Als wichtig aber ist trotz aller Längenunterschiede festzuhalten, dass das Medullarrohr zu einer gewissen Zeit bis an die



Fig. 72. Querschnitt durch das Caudalende des in Fig. 33 abgebildeten Embryos. Vergrösserung $^{90}/_{1}$.

Schweifspitze reicht. (Ueber die allmähliche Verkürzung des Medullarrohrs siehe unter Entwicklung des Centralnervensystems).

Die Spitze des Schweifs bleibt in wechselnder Länge als ein feiner Faden oder kugelförmiger Anhang (Schwanzfaden, Schwanzknospe) rudimentär. Sie wird abgestossen und dadurch die Schwanzanlage verkürzt. Ausnahmsweise können sich solche Schwanzfaden über das intrauterine Leben hinaus als der Knochenwirbel entbehrende sogenannte weiche oder Hautschwänze erhalten (Hund, Schwein, Katze). Diese die Weichtheile und die Chorda der Schwanzspitze betreffende Reduction kann aber auch auf das Schweifskelet übergreifen und durch Verschmelzung der letzten 2—3 Schwanzwirbelanlagen zur Bildung eines knorpeligen oder später knöchernen Urostyls führen. Der häufige Befund von Schwanzfäden, die wechselnde Zahl der Schwanzwirbel beim erwachsenen Thiere derselben Art und die wechselnde Ausbildung des Urostyls zeigen, dass die Schwanzwirbelsäule unserer jetzigen Hausthiere in stetiger Rückbildung begriffen ist. Diese Rückbildungsvorgänge können sich mitunter zur erblichen, mit Missbildung der Schwanzwirbelsäule gepaarten Stummelschwänzigkeit steigern, die man irriger Weise vielfach als eine Vererbung der durch Coupiren des Schwanzes bedingten Verstümmelung angesehen hat und noch ansieht.

Bei Embryonen mit zwei Paar Ursegmenten verbindet ein dicht vor (d. h. nasalwärts von) der caudalen Amnioswurzel am Ende der

Primitivrinne gelegener solider Epithelstrang wahrscheinlich das Rudiment einer ursprünglich in Canalform auftretenden Bildung, das seichte Caudalende der Primitivrinne mit dem einschichtigen Entoblast des Hinterdarmes an seiner Uebergangsstelle in die Allantois. Fig. 72.

Nach sehr kurzem Bestand erleidet dieser Epithelstrang eine Continuitätstrennung der Quere nach, und so entsteht an seiner Stelle eine epitheliale Doppellamelle aus Ectoblast und Darmentoblast, die **After- membran.**

Dicht hinter derselben schlägt sich der durch die caudale Cölom-

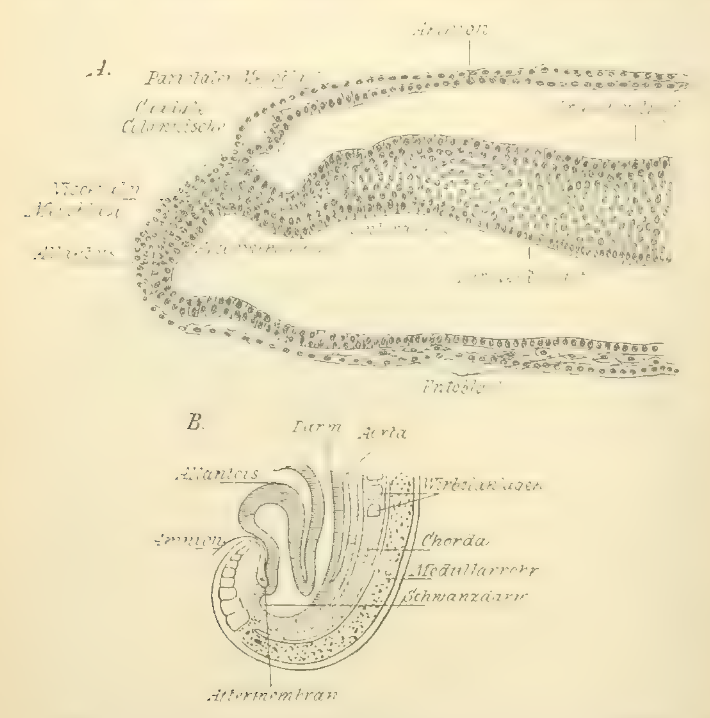


Fig. 73. *A* Medianschnitt durch das Caudalende des in Fig 58 abgebildeten Schafembryos. Vergrösserung $^{132}/_{1}$.
B Medianschnitt durch das Caudalende eines Kaninchenembryos von 10 *mm* Länge; nach **V. v. Mihalcovics.** Vergrösserung $^{20}/_{1}$.

nische in viscerales und parietales Blatt geschiedene Mesoblast dorsal auf das Amnion, ventral auf die Allantois über (Fig. 73 *A*). Die Aftermembran ist also jetzt hinter die Primitivrinne und den Primitivstreifen verschoben worden und wird nun bei Schaf-Embryonen von etwa 13 Ursegmentpaaren oder Kaninchen von 10 *cm* Länge durch den an Grösse mehr und mehr zunehmenden Endwulst immer weiter ventral in die definitive Afterregion verlagert und durch das aus dem Endwulst hervorgehende Schwänzchen überwachsen (s. Fig. 73 *B*).

Später bricht die Aftermembran in die hintere Darmhöhle durch.

Letztere öffnet sich somit am After in ähnlicher Weise, wie wir es an der vorderen Darmhöhle durch Schwund der primitiven Rachenhaut schon kennen gelernt haben.

Bei ca. 3—4 Wochen alten Embryonen hat die ventrale Einrollung (Fig. 63) ihr Maximum erreicht und paart sich bei den Raubthieren zugleich mit einer starken Spiraldrehung um die Längsaxe. Die noch dünne Brustwand wird durch das grosse Herz ebenso wie die Bauchwand durch die umfangreiche Leber stark hervorgewölbt. Von der wenig umfänglichen Abdominalregion geht der Nabelstrang ab. Das Rumpfende verjungt sich in den bei den verschiedenen Species wechselnd

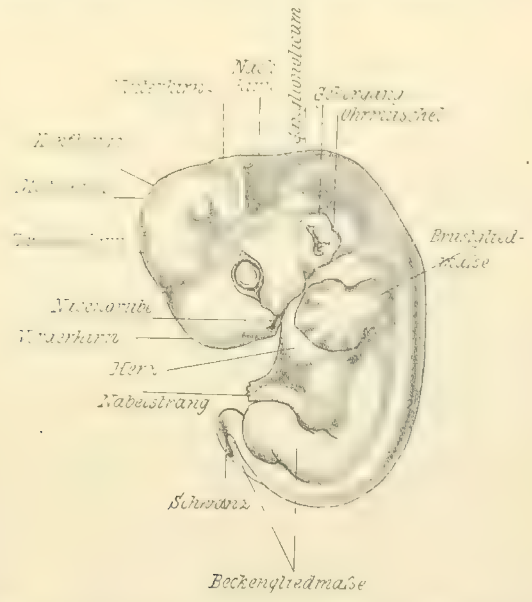


Fig. 74. Katzenembryo von 1 *cm* Länge. Vergrösserung 5/1.

langen Schweif. Die weitere Ausbildung der Baucheingeweide führt zu einer allmählichen Aufrollung und Streckung des Embryo, welche bis zur Geburt sich erhält. Die rasch fortschreitende Entwicklung des Darmes lässt den Bauch bald mehr hervortreten als die Brustregion. Die äusseren Generationsorgane treten auf.

Die Figuren 74—76 illustriren zugleich das während der ganzen intrauterinen Entwicklung auffallende Ueberwiegen der vorderen Körperhälfte an Grösse über die hintere Körperhälfte, ein Verhalten, das sich zwar im Laufe der späteren Entwicklung langsam verwischt, aber erst nach der Geburt im extrauterinen Leben weiter ausgleicht.

VII. Kapitel: Entwicklung der Gliedmassen.

Zwischen dem 21. und 22. Tage nach der Begattung (Schaf) werden zwischen der Stammzone und der in die Brust-Bauchplatten um-

gewandelten Parietalzone die ersten Anlagen der Gliedmassen in Gestalt kurzer rundlicher Wülste bemerkbar, die sich allmählich, an Länge zunehmend, in kurze Stummeln mit schaufelförmig verbreiterten Enden umwandeln (siehe Figuren 60, 63, 64, 65). Die Brustgliedmassenanlage erscheint zuerst und überflügelt bezüglich ihrer Grösse und Gliederung stets die Beckengliedmasse. Da die Brustgliedmasse im Bereiche jener Ursegmente, aus deren Derivaten die beiden letzten Halswirbel und die ersten Brustwirbel hervorgehen, entsteht, muss sie, um in ihre definitive Lage am Rumpfe zu kommen, in caudaler Richtung wandern, ein Vorgang, der in dem schiefen Verlaufe der bei dieser Wanderung in caudaler Richtung mitgenommenen Nerven des

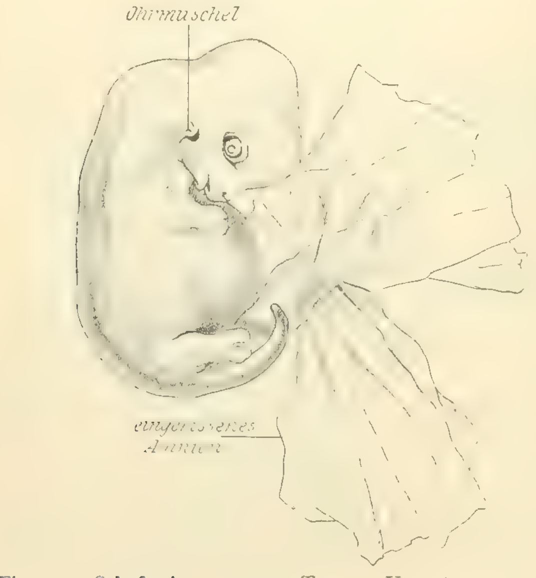


Fig. 75. Schafembryo von 30 Tagen. Vergrösserung ca. $^2/_1$.

Plexus brachialis am erwachsenen Thiere bestätigt wird. Auch die Beckengliedmasse wird zuerst in caudaler Richtung verschoben und nimmt dabei ihre Nerven mit (schiefer Verlauf des Plexus sacrolumbalis!), um nachträglich, wie die vergleichende Anatomie der erwachsenen Säuger zeigt, wieder parallel der Reduction der Rippenzahl in cranialer Richtung vorwärts zu wandern. Die Gliedmassen erscheinen ferner einer grösseren Anzahl von Rumpfsegmenten zugehörig; dafür spricht der Umstand, dass sowohl die Brust- als auch die Beckengliedmasse ihre Innervation von mehreren Rückenmarksnerven beziehen. Da die Extremitäten nur von den ventralen Aesten des Plexus brachialis oder lumbosacralis innervirt werden, erweisen sie sich als der Parietalzone (den (Bauchplatten) zugehörig, deren Haut und Musculatur ebenfalls von ventralen Spinalnervenästen versorgt werden.

Die zur Zeit ihrer ersten Anlage etwas caudal- und ventralwärts gerichteten Extremitätenstummel grenzen sich mit zunehmender Grösse schärfer ab und lassen zugleich ihre in distaler Richtung sich vollziehende Gliederung erkennen. Das schaufel- oder plattenformig verbreiterte Ende setzt sich als Anlage der Hand an der Brust —, als Anlage des Fusses an der Beckengliedmasse scharf gegen das in den Unterarm, resp. Unterschenkel umgewandelte Stück ab; das proximalste, zugleich breiteste Stück wird Oberarm, resp. Oberschenkel; Oberarm und Unterarm sind zuerst mit dorsal und nach hinten gerichtetem Ellenbogen resp. Knie von einander abgeknickt (s. Fig. 74).

Beide Gliedmassenpaare sind derart zum Rumpfe orientirt, dass ihre Beugeflächen medial, ihre Streckflächen lateral gerichtet sind (s. Fig. 74). Gegen Ende der vierten Woche (Figg. 74 und 75) treten an der Hand und dem Fusse in Gestalt von Einkerbungen diejenigen Differenzierungen auf, welche zur Ausbildung der typischen Knochenstrahlenzahl bei unseren Penta-, Perisso und Artiodactylen führen, und auf die ich bei der Entwicklung des Extremitätenskeletes noch eingehender zu sprechen kommen werde.



Fig. 76. Schafembryo von ca. 2 Monaten. Natürliche Grösse.

Im Verlauf ihrer weiteren Ausbildung drehen sich die Brust- und Beckengliedmassen im entgegengesetzten Sinne um ihre Längsaxen, derart, dass an ersteren am Oberarm die Strecktheile nach hinten und die Beugeseite nach vorne zu liegen kommt, während an letzteren die Streckseite nach vorne und die Beugeseite nach hinten gekehrt wird (s. Figg. 75 und 76). In die anfänglich nur aus Mesenchym und einem Hornblattüberzuge bestehenden Extremitätenanlagen wachsen wahrscheinlich von dem Myotomen aus Muskeln, sicher von der Spinalleiste aus Nerven und ebenso von der Aorta aus Gefässe ein; im Mesenchym differenzirt sich zuerst das knorpelige, dann das knöcherne Skelet und über den Endphalangen bilden sich durch früh auftretende Verdickungen des Hornblattes die Hornhülsen (Krallen, Hufe, Nägel etc.).

II. Hauptstück: Entwicklung der Organe und Systeme.

A. Organe und Systeme des Ectoblasts.

VIII. Kapitel: Entwicklung des Nervensystems.

1. Centralnervensystem.

Es wurde bereits gezeigt, dass der Ectoblast der Mutterboden des Centralnervensystems ist, insofern sich derselbe in die cylindrischen Zellen der Medullarplatte und des Medullarrohres einerseits und in die flachen Zellen des Hornblattes andererseits differenzirt (siehe S. 41 u. 43). Nachdem das Medullarrohr kurze Zeit mit dem Hornblatte durch eine mediane Naht zusammenhing, löst es sich definitiv von demselben ab und bildet im Kopfgebiet an Stelle der drei Hirnausbuchtungen die drei primitiven Hirnbläschen aus. Der caudal von diesen gelegene Theil des Medullarrohrs wird Rückenmark.

Die epithelialen Seitenwände des Medullarrohrs verdicken sich beträchtlich, während der Boden und das Dach des Rohres dunn bleiben und später in die Tiefe der dorsalen und ventralen Fissur rückend, als commissura ventralis und dorsalis (Fig. 80) die verdickten beiden Rückenmarkshälften verbinden. Der verengte Rest der ursprünglich weiten Lichtung des Medullarrohrs erhält sich als Centralcanal zeitlebens. Das anfänglich bis zur Schweifspitze reichende Medullarrohr bleibt an seinem im Bereiche der Schweifwirbelsäule gelegenen Theile rudimentär oder bildet sich zurück; epitheliale Reste dieser Strecke bleiben im Filum terminale zeitlebens bestehen. Abgesehen davon aber wird das Rückenmark noch dadurch relativ kürzer, dass es von der rascher wachsenden Wirbelsäule an Länge überholt und so scheinbar kopfwärts verschoben wird. Dadurch kommt sein zapfenförmig zugespitztes Ende, der Conus terminalis, schliesslich in seine für die Haussäugethiere definitive, etwa im Bereiche des letzten Lendenwirbels befindliche, Lage.

Da die Spinalnerven mit ihren centralen Enden am Rückenmark festhängen, müssen sie bei der cranialen Verschiebung des caudalen Endes des Rückenmarks bis in die Lendengegend, um ihre Spinallöcher zu passiren und zu ihrem Endgebiete gelangen zu können, aus der ursprünglich mehr transversalen Lage in einen schiefen Verlauf übergehen. Dadurch wird die als Pferdeschweif bekannte spitzwinklige Art des Abgangs der Lumbosacralnerven bedingt. Ein ähnlicher spitzwinkliger Abgang der den Plexus brachialis bildenden Nerven wird durch die Verschiebung der Brustgliedmasse in caudaler Richtung veranlasst.

In histologischer Hinsicht differenzirt sich die Medullarplatte folgendermassen. Das anfangs gleichartige einzeilige Epithel der Me-

dullarplatte scheidet sich sehr früh (Schafembryonen von 2—5 Ursegmentpaaren)

1. in die noch längere Zeit epitheliale Beschaffenheit beibehaltenden Zellen eines Stützgerüstes, der Neuroglia oder des Neurospongiums und
2. in die sich zu nervösen Elementen umbildenden Zellen oder Neuroblasten.

1. Die ursprünglich einzeilig angeordneten Cylinderepithelzellen der Medullarplatte ordnen sich zu mehrfachen Schichten, ihre kernhaltigen Theile lagern sich dabei verschränkt. Die kernfreien Enden bleiben stets der inneren oder äusseren Oberfläche der Medullarplatte zugekehrt.



Fig. 77. Querschnitt durch das Rückenmark eines Wirbelthierembryos (Forelle); nach W. His. Vergrösserung $^{550}{}_{1}$.

Im Leibe dieser Zellen kommt es zur Scheidung in eine durchsichtige, vielleicht flüssige, und in eine streifig kornige Substanz, die sich allmählich an der Peripherie der Zelle in Form eines korbartig die Innenmasse umschliessenden Fadenwerkes ansammelt. Dann verschmälern sich die der Lichtung des Medullarrohrs zugekehrten Zellenleiber und wandeln sich zu pfeilerartigen schlanken Gebilden um, den Stützzellen oder Spongioblasten. Diese behalten nur an ihrem freien Ende ihre ursprüngliche Breite bei und bilden durch Ausscheidung einer Kittsubstanz eine dünne, netzartige, innere Grenzschicht, die Limitans interna. Das der Peripherie des Medullarrohrs zugekehrte Ende dieser Stützzellen wandelt sich in ein vielfach verästeltes, anfangs eng-, später weitmaschiges Gerüstwerk um, welches von den peripher verbreiterten Enden der Spongioblasten radiär durchsetzt wird und die

später dicht unter der Meninx vasculosa gelegene äussere Grenzschicht oder die Limitans externa bildet. Fig. 77.

Das so gebildete Neurospongium wächst dann unter Theilung der Spongioblastenkerne. An der Ventrikelfläche der die ganze Dicke des Rückenmarks radiär durchsetzenden Spongioblasten treten Flimmerhaare auf und die an den Centralcanal des Rückenmarks und die Höhle der Hirnbläschen grenzenden, sich dicht aneinander lagernden Leiber der Spongioblasten werden schliesslich zum Ependym.

Wesentlich später treten die bekannten stern- oder spinnenförmigen Gliazellen auf, welche nach den Einen aus indifferent gebliebenen Zellen der Medullarplatte, nach Anderen aus nachträglich mit den Blutgefässen in das Rückenmark eingewanderten Bindegewebszellen hervorgegangen sind.

2. Zwischen den der Lichtung der Medullarfurche zugekehrten Enden der Spongioblasten sieht man schon sehr früh helle, kugelige, in lebhafter Vermehrung begriffene Zellen. Durch Theilung gehen aus ihnen Elemente hervor, deren Protoplasma sich vorwiegend an einem Zellpole zu einem dem Kern einseitig aufsitzenden Conus anhäuft, der zu einer feinen Nervenfaser oder dem Axencylinderfortsatz auswächst. In diesem Zustand heisst man diese Zellen Neuroblasten. Fig. 77.

Die Neuroblasten schieben sich aus ihrer anfänglich centralen Lage in die Lücken des Neurospongiums bis zur peripheren verästelten Schichte desselben vor und sammeln sich an derselben zu einer schmalen Zone an. Fig. 77.

Die Neuroblasten liefern theils intramedullare Nervenfasern in die ventrale Commissur und die Längsstränge des Markes, theils entsenden sie, soweit sie an der ventralen Hälfte des Medullarrohrs gelegen sind, ihre Nervenfaserfortsätze in segmentaler Anordnung durch die periphere Schichte des Neurospongiums als motorische Wurzeln von Spinal- oder Gehirnnerven in den Körper hinein. Diesen zu Stämmchen vereinigten Nervenfaserbündeln entsprechen gesonderte Gruppen von Neuroblasten. Jede Nervenfaser entspringt somit aus einer Zelle, dem Neuroblasten, der erst später die als Protoplasmafortsätze bekannten stark verästelten Ausläufer treibt und dann als Ganglienzelle bezeichnet wird.

An Stellen des Rückenmarks, von denen aus grössere Organcomplexe (Extremitäten) mit Nerven versorgt werden, müssen durch bedeutendere Anhäufungen von motorischen Ganglienzellen Anschwellungen entstehen, die Hals- und Lendenanschwellung.

Die Scheidung der drei primitiven Hirnbläschen in die secundären fünf Hirngebiete, welche die Grundlage der definitiven Hirngliederung bildet, ist auf S. 357 u. ff. nachzusehen.

Die Hirnventrikel und die in den Centralkanal des Rückenmarkes führende Sylvische Wasserleitung sind Reste der Hirnblasenlichtungen. Die Höhle der Grosshirnbläschen wird nämlich zu den Seitenventrikeln, die des Zwischenhirns zum dritten, die des

Mittelhirnes zur Wasserleitung und die des Hinter- und Nachhirnes zum vierten Ventrikel.

Wie im Medullarrohre, so bestehen auch die Wände der Hirnbläschen aus dicht gedrängten Epithelzellen, welche sich in Spongioblasten und Neuroblasten differenziren. Während sich die Hirnwand im Ganzen und namentlich an gewissen Stellen (Stammganglien) durch Anhäufung von aus Neuroblasten hervorgegangenen Ganglienzellen verdickt, bleibt sie an gewissen Stellen derselben, wie an den Decken des dritten und vierten Ventrikels, dünn oder sie wandelt sich in rudimentäre Organe [Hypophyse und Epiphyse[1]] um. Die graue ganglienzellenhaltige und weisse aus markhaltigen Fasern bestehende Substanz ist aber im Gehirn im Gegensatze zum Rückenmarke ungleichartig vertheilt: Stammganglien und Höhlengrau einerseits und periphere Ganglienschichten oder das Rindengrau andererseits.

Der im Gegensatze zu dem gestreckt bleibenden Medullarrohr sich ausbildenden und zur Scheitel-, Brücken- und Nackenbeuge

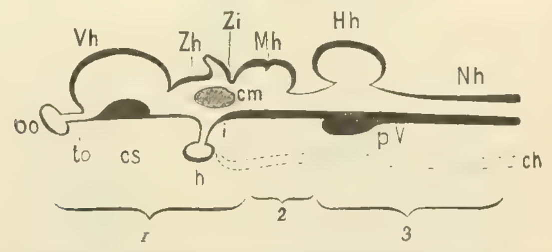


Fig 78. Schematischer Längsschnitt durch ein Säugethiergehirn. (Die Beugungen sind gestreckt dargestellt.)

Vh secundäres Vorderhirn, *Zh* Zwischenhirn mit *Zi* Epiphysenausbuchtung und *i* dem Infundibulum und *H* der Hypophyse, *Mh* Mittelhirn, *Hh* Hinterhirn, *pV* Brücke, *Nh* Nachhirn, *bo* Bulbus olfactorius, *to* tractus olfactorii, *cs* corpus striatum, *cm* commissura mollis der Sehhügel, *ch* Chorda dorsalis. *1* entspricht dem ersten, *2* dem zweiten, *3* dem dritten primitiven Hirnbläschen.

führenden Knickungen an den ursprünglich in einer Ebene hinter einander liegenden Hirntheilen ist schon gedacht worden (siehe S. 358).

Am mächtigsten entfaltet sich das Grosshirn und überwächst die übrigen Hirntheile in caudaler Richtung, ohne jedoch bei den Hausthieren das Kleinhirn zu decken. Es wird als Hirnmantel dem übrigen Hirnstamm gegenübergestellt. Durch energisches Auswachsen seiner Seitentheile im Gegensatz zu seinem langsamer wachsenden medianen Gebiet entsteht die beide Hemisphären trennende Mantelspalte. Die medialen Hemisphärenflächen platten sich ab und gehen

1) Die neueren vergleichend embryologischen Untersuchungen über die Entstehung und Bedeutung der Epiphyse des Gehirns haben gezeigt, dass sie bei den Säugethieren als abortiver Rest eines noch bei den Embryonen der Reptilien ziemlich gut entwickelten Scheitelauges zu deuten ist. Ueber die Hypophyse siehe unter »Darm«.

durch die Mantelkante in die convexen Scheitelflächen der Hemisphären über. Zwischen Grosshirn und Kleinhirn entsteht durch ungleichmässiges Wachsthum der sie begrenzenden Hirntheile die nasale Querfissur, zwischen Kleinhirn und verlängertem Marke die caudale Querfissur.

Jede Hemispharenblase enthält einen Seitenventrikel; beide Seitenventrikel communiciren durch das Monro'sche Loch unter sich und mit dem dritten Ventrikel. Vor dem Monro'schen Loche liegt die im Wachsthum gegen die Hemisphären zurückgebliebene, die nasale Hemisphärenregion verbindende und zugleich den dritten Ventrikel abschliessende Schlussplatte oder Lamina terminalis und setzt sich ventral in die Wand des Trichters fort.

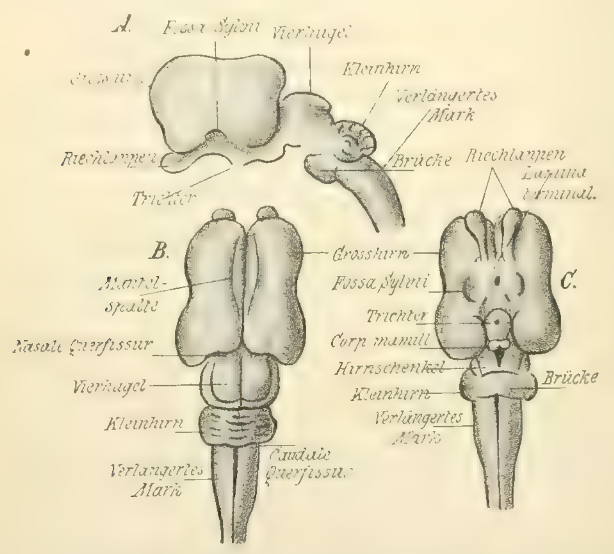


Fig. 79. Gehirn eines Pferdeembryos mit 6,8 *cm* Kopflänge in natürlicher Grösse. *A* Seitenansicht, *B* von der Convexität, *C* von der Basis her gesehen. Das später scheinbar unpaare Corpus mamillare ist in diesem Stadium deutlich paarig.

Auf den anfänglich glatten Hemisphärenwänden treten Faltensysteme auf, die Hirnfissuren (Fossa Sylvii, fissura Hippocampi, fissura chorioidea und parieto-occipitalis), deren gegen die Ventrikelhöhle vorspringende Scheitel die Bildung der Streifenhügel, des Gewölbes, des Ammonshorns und der Tela chorioidea bedingen. Durch Einstülpung rudimentär gebliebener, rein epithelialer Regionen der Hirnblasenwand gegen die Ventrikel seitens der inzwischen entstandenen Gefässhaut des Gehirnes (siehe S. 377) und durch Wucherung der eingestülpten Gefässconvolute entstehen die Adergeflechte. Jedes Adergeflecht muss somit von einer dünnen Epithelschichte oder der eingestülpten Hemisphärenwand überzogen sein. Die Auskleidung der Ventrikelhöhlen geschieht wie im Rückenmark durch ein dem Neuro-

spongium zugehöriges Ependym. Die nach Ausreissen der Adergeflechte entstandenen Lücken sind Kunstproducte. Ein Foramen Magendie giebt es nicht; an gehärteten Gehirnen kann man die Gefässhaut des Gehirnes ohne Verletzung des Marksegels abziehen.

Ausser der anfänglich nur durch die Schlussplatte gebildeten Verbindung der Hemispharen entstehen später durch caudalwarts fortschreitende partielle Verwachsung medialer, einander zugekehrter Hemisphärentheile die Hirncommissuren. Sie beginnen vor dem Monro'schen Loche und führen zur Bildung des Balkens oder der **Commissura maxima; des Gewölbes und des zwischen den** Säulen des Gewölbes gelegenen Septum pellucidum. Der zwischen den beiden Platten des Septum pellucidum gelegene, nur beim Pferde constant vorhandene, den übrigen Haussäugethieren aber meist fehlende ventriculus septi pellucidi ist den eigentlichen Ventrikeln nicht gleichwerthig, insofern er nicht ein Rest der Bläschenlichtung, sondern vielmehr ein durch unvollständige Verwachsung der medialen Hemisphärenwände gebildeter secundärer Raum ist.

Zu den Hirnfissuren gesellen sich noch die nur auf die Hirnoberfläche beschrankten und nicht die ganze Dicke der Hemisphärenwand betreffenden Rindenfurchen. Zwischen den Fissuren und Furchen bilden sich die Hirnwindungen oder Gyri aus.

Thiere mit glatten Hemisphärenoberflächen heissen »Lissencephalen« (sehr viele Nager, alle kleinen Säugethiere und die jungen Embryonen aller Säuger); Thiere mit gefurchter Hemisphärenfläche heissen »Gyrencephalen«. Zu ihnen gehoren alle grosseren Thiere und stellen sich, durch die in Folge der Windungen bedeutend vermehrte graue Substanz auf eine höhere Stufe der Hirnentwicklung. Man hat sich vielfach gewöhnt, von einer der Complicirtheit der Furchen und Windungen parallel gehenden intellectuellen Entwicklung zu reden. Es ist aber zu berucksichtigen, dass der Furchenreichthum wesentlich von der Korpergrosse des Thieres abhängig ist. Das Gehirn einer Ratte, eines Kaninchens, Fuchses oder kleinen Hundes zeigt viel einfachere Windungen als das eines Schafes, Rindes oder Pferdes.

Tractus und Bulbus olfactorius sind ebenso wie der »Sehnerv« mit der Netzhaut nur ausgestülpte Theile der Hemisphärenwand, also eigentliche Hirnlappen. Die Höhle des Tractus und Bulbus olfactorius communicirt bei allen Haussäugern Zeit Lebens mit den zugehörigen Seitenventrikeln.

Die Wandungen des Mittelhirnbläschens verdicken sich gleichmässig; die dadurch beträchtlich verengte Lichtung desselben wird zur Sylvischen Wasserleitung. Der Boden desselben mit den Seitenwänden producirt die Hirnstiele und die Lamina perforata anterior, das Dach wird durch eine Kreuzfurche in die Vierhügel geschieden. Das später beträchtlich auswachsende Klein- und Grosshirn drängen das vorübergehend den höchsten Punct des Schädels, den Scheitelhöcker, markirende Mittelhirn in die Tiefe gegen die Hirnbasis.

Das Hinterhirnbläschen liefert durch allseitige Verdickung seiner Wandtheile die ringförmig den vierten Ventrikel umgebenden Klein-

hirntheile. Vor allem entfaltet und verdickt sich das Dach des Hinterhirn-Bläschens und bildet das durch transversale Falten ausgezeichnete Kleinhirn, dessen mediane Portion zum Wurm wird, dessen rascher wachsende laterale Theile sich als Hemisphären emporwölben. Die Furchenbildung beginnt am Wurm, und erst nachträglich folgt die Furchenbildung der Hemisphären.

Die Uebergangsstellen des vierten Hirnbläschens in das Dach des dritten und fünften bleiben sehr dünn und bilden das nasale und caudale Marksegel.

Der Boden der Hinterhirnblase verdickt sich zur Brücke und zu dem Vorbrückchen oder Corpus trapezoides; aus den Seitenwänden der ersteren entstehen die Bindearme der Brücke zum Kleinhirn.

Das Dach des Nachhirnbläschens behält seinen ursprünglich epithelialen Bau (Deckplatte), legt sich der ventralen Fläche der Gefässhaut innig an und bildet mit ihr die Tela chorioidea posterior, die dünne Decke des rautenförmigen vierten Ventrikels. Lateral hängt die Deckplatte mit den in Nervengewebe und Neuroglia differenzirten Theilen zusammen, welche die Rautengrube umgrenzen. Seitenwand und Boden des Bläschens verdicken sich unter Entwicklung reichlicher Nervensubstanz, welche sich in die durch Längsfurchen geschiedenen, als Fortsetzungen der Rückenmarksstränge aufzufassenden, auch äusserlich deutlich modellirten Strangbündel scheiden.

Die gesammten Hüllen des Gehirnes und Rückenmarkes, Meninx fibrosa, vasculosa und arachnoidea, entstehen aus dem Mesoblasten durch Abspaltung des inneren Theils des Mesenchyms der Schädelkapsel vor deren Verknorpelung. Die Gefässe wachsen von aussen in das Rückenmark und Gehirn hinein und führen demselben, abgesehen von der inzwischen gebildeten Neuroglia, noch ein bindegewebiges Stützgerüst zu. Die Fortsätze der harten Hirnhaut sind nicht bedingend für die Bildung der Fissuren, in denen sie liegen, z. B. für die Mantelspalte, sondern sie sind lediglich Füllmasse, die meist gar nicht auf den Boden der Mantelspalte herabreicht, z. B. beim Pferde.

2. Das periphere Nervensystem.

Die Spinalganglien entstehen aus der schon S. 339 erwähnten Spinalganglienleiste, welche sich dadurch segmentirt, dass ihre zwischen je zwei Ursegmenten gelegenen Theile im Wachsthum zurückbleiben, während die in der Mitte der Segmente gelegenen, stets mit dem Medullarrohr in Zusammenhang bleibenden Theile weiter wachsen. Sie schieben sich dann zwischen Medullarrohr und Segmente ein, wuchern ventralwärts weiter und verdicken sich unter Umbildung ihrer Zellen in Neuroblasten zu den Spinalganglienknoten. Die Neuroblasten der Spinalganglien vermehren sich durch Theilung und entsenden zwei in entgegengesetzter Richtung von einer peripheren Stelle des Zellleibes abgehende Nervenfaserfortsätze, deren einer centralwärts im Rückenmark, deren anderer peripher weiterwächst. Die Summe der

centralwärts wachsenden Bündel oder die sensiblen Wurzelfasern sammeln sich an der Aussenfläche des Medullarrohrs zu besonderen Längsbündeln, die am Rückenmark den primitiven Hinterstrang, am Gehirn die aufsteigenden Wurzeln des Trigeminus, des Glossopharyngeus und Vagus bilden. Die peripher wachsenden Faserstränge verbinden sich mit der **motorischen Wurzel** zum **Spinalnervenstamm.** **Während also die ventralen oder motorischen Wurzeln** eines Spinalnerven aus dem Rückenmark auswachsen, wachsen die dorsalen oder sensiblen Wurzeln in umgekehrter Richtung aus dem Ganglion ins Rückenmark ein. Die Abgangsstelle der dorsalen Nervenwurzel muss später ventral herabrücken, denn sie geht ja im fertigen Organismus von der dorsalen Seitenfurche nnd nicht von der fissura dorsalis aus. (Siehe auch Hirnnerven.)

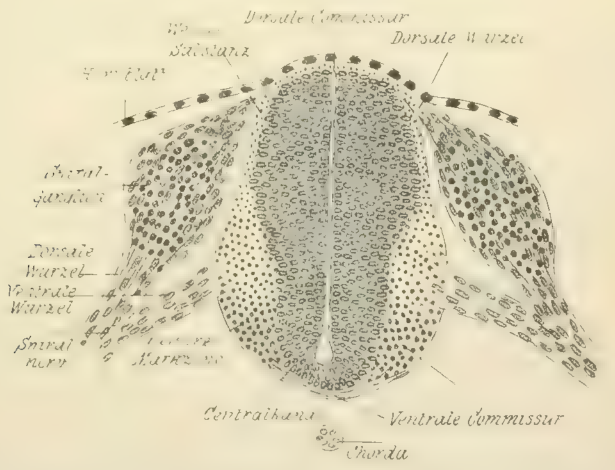


Fig. 80. Querschnitt durch das Rückenmark mit Spinalganglienanlagen in der Höhe der Brustregion von einem 22 Tage alten, in der Entwicklung zwischen den in den Figuren 63 und 65 abgebildeten Embryonen stehenden, Schafembryo. Vergrösserung ca. $^{90}/_{1}$.

Die peripheren Nerven entstehen, wie beschrieben, dadurch, dass aus den Neuroblasten des Gehirnes, des Rückenmarkes und der Spinalganglien feine Fasern als Axencylinder bis in die Peripherie zu ihren specifischen Endorganen auswachsen und sich mit diesen verbinden. Die Hüllen dieser ursprünglich nackten Fasern liefert das Mesenchym, dessen Zellen um die Axencylinder die Schwannsche Scheide und die Myelinsegmente bilden, während ihr Kern mit einem Protoplasmarest an einer Stelle der Myelinsegmente sich erhält. Andere dringen zwischen den Nervenfaserbündeln ein und umhüllen sie und die Nervenstämme als Perineurium externum und internum. Bezüglich dieser Vorgänge ist noch manches zu untersuchen.

Auch am Gehirne bildet sich an der Umschlagsstelle der Medullarplatte ins Hornblatt eine Nervenleiste aus, die caudalwärts sich in die

Ganglienleiste des Rückenmarkes fortsetzt und nach stattgehabtem Verschlusse des Medullarrohrs mit dem Dache der Hirnbläschen zusammenhängt. Aus dieser Leiste bildet sich ein Theil der Hirnnerven in ähnlicher Weise, wie die dorsalen Wurzeln der Spinalnerven mit ihren Ganglien: Trigeminus mit Ganglion Gasseri; Acusticofacialis mit Ganglion acusticum und Ganglion geniculi; Glossopharyngeus und Vagus mit Ganglion nodosum und jugulare. Später rücken die rein dorsal entspringenden Nerven mit ihren Ursprungsstellen ventral an die Hirnbasis herunter.

Oculomotorius, Trochlearis, Abducens, Accessorius dagegen sollen sich ausser Zusammenhang mit der Nervenleiste als Auswüchse der Hirnbasis, ähnlich wie die ventralen Wurzeln des Rückenmarks, entwickeln, während der Hypoglossus einer Summe von Spinalnerven entspricht, die ihre dorsalen Wurzeln und Ganglien rückbilden und durch Concrescenz zu einem Nervenstamm verbunden werden. Siehe auch unter Entwicklungsgeschichte des Schädels, speciell der Hinterhauptsregion.

Eine ganz eigenartige Stellung nehmen der opticus mit der Netzhaut und der Olfactorius ein. Ueber sie findet sich Näheres unter Entwicklung der Sinnesorgane.

Die Beziehung der betreffenden Kopfnerven zu entsprechenden Kopfsegmenten ist bei den Säugern noch nicht mit der nöthigen Klarheit festgestellt.

Sympathicus.

Die Entwicklung des Sympathicus ist noch wenig untersucht. Die Bildung des Nervus sympathicus beginnt mit dem Auftreten von Rami communicantes, welche sich von den Spinalnervenstämmen abspalten und als Visceraläste derselben der Aorta zustreben; während ein Theil ihrer Fasern in die Längsrichtung des Rumpfes umbiegt. In diesem Stadium giebt es noch keinen »Grenzstrang«, noch dessen Ganglien. Letztere sollen dadurch entstehen, dass aus den Ventralenden der Spinalganglien bewegliche Zellen in das Gebiet des sich bildenden Grenzstranges überwandern und sich hier zu sympathischen Nervenzellen umbilden. Die so entstandenen Ganglienzellenhaufen verbinden sich dann durch sich gegenseitig entgegenwachsende Fasern zum Grenzstrange.

Die in der Brust- und Bauchhöhle gelegenen sympathischen Ganglien sind vom Grenzstrange abzuleiten.

Durch pathologische Vermehrung der in den Ventrikeln und dem Medullarrohr enthaltenen serösen Flüssigkeit kann es zu abnormer Dehnung der Höhlenwände, namentlich der Grosshirnhemisphärenwand, Hydyocephalus internus, oder im Rückenmark, Hydrorhachis interna congenita, kommen. Befindet sich dagegen die abnorme Flüssigkeitsansammlung zwischen den häutigen Ueberzügen des Gehirns oder Rückenmarks, so spricht man von Hydrocephalus externus oder Hydrorhachis externa congenita. Beide können durch monströse Blähung der Schädelkapsel resp. des Rückgratscanals zu Störungen in der Verknöcherung dieser Theile führen. Drängen sich dann Hirn oder Hirnhauttheile durch Spalten in den

Knochen heraus, so spricht man von Hirn- oder Hirnhautbruch und Rückenmarks- oder Rückenmarkshautbrüchen.

Kapitel IX: Entwicklung der Haut und ihrer Anhänge.

Das Hornblatt bildet das Primitivorgan, aus welchem erstens die Epithelschichte der Haut, die Epidermis und zweitens die wesentlichsten Bestandtheile der Sinnesorgane, die Neuroepithelien hervorgehen.

Was zunächst die Entwicklung der Haut und ihrer Anhangsbildungen und Drüsen betrifft, so besteht die Oberhaut nach Abtrennung des Medullarrohres nur aus einer einzigen Schichte cubischer oder flacher, noch nicht verhornter Zellen (Fig. 80), die sich schichtet und dann in eine tiefere aus cylindrischen kleinen in reger Vermehrung befindliche Keimschichte und eine oder später mehrere Lagen oberflächlicher abgeplatteter polygoner Zellen, die Deckschichte unterscheiden lässt. Fig. 81. Beide Schichten liefern unter Verhornung der oberflächlichen Zelllagen die Epidermis und alle ihre Anhänge: die Hornüberzüge der Endphalangen, die Haare, ferner die Epithelien der Hautdrüsen, die glatte eigene Musculatur der Knäueldrüsen. Die Hörner entwickeln sich erst nach der Geburt. Die Lederhaut dagegen wird aus Mesenchym gebildet und zwar aus dem parietalen Mesoblast und der Cutisplatte der Scleromyotome. Durch gegenseitiges Einwachsen von Cutis und Epidermis (Papillen- und Epithel-Zapfenbildung) verbinden sich Cutis und Epidermis sehr innig zu einem anatomischen und physiologischen Ganzen, der

Haut oder dem Integumente.

Als Matrix der Epidermis übernimmt die blutgefäss- und nervenhaltige Cutis die Ernährung und Innervation der Epidermis und ihrer Drüsen und Anhangsbildungen. Sie entwickelt ferner aus sich die glatte Musculatur (die Haarbalgdrüsenmuskeln und Tunica dartos des Hodensackes), während die in die Haut der Lippen und des Rückens ausstrahlenden willkürlichen Muskeln von den Myotomen aus in sie einwachsen. Erst in späteren Entwicklungsperioden scheidet sich die Haut in die Lederhaut und in das Unterhautbindegewebe.

Noch intrauterin findet eine wiederholte und ziemlich ausgiebige Abschuppung der Epidermis oder die Abhebung ganzer Epidermisfetzen und somit eine förmliche Häutung statt. Da die oberflächlichen Epidermiszellen sich nicht mehr vermehren, also mit der Oberflächenvergrösserung des wachsenden Körpers nur durch Dehnung bis zu einem gewissen Grade Schritt halten können, reisst die oberflächliche Epidermisschichte ein; ihre Zellen werden entweder abgeschilfert und bilden mit dem Secret der Hautdrüsen eine weisse schmierige, sich namentlich in den tieferen Hautfalten anhäufende Masse, die Vernix caseosa oder die Fruchtschmiere, oder es kommt unter beträchtlicher Dehnung der Oberflächenschichte zu einer Abhebung

derselben im Ganzen durch die hervorsprossenden Haare, und der Embryo ist dann von einem dünnen Hautchen, dem Epitrichium, umhüllt, das am Nabelring, den Lidern, dem ausseren Gehörgang, den Lippen und Nasenlöchern, den Zitzen, dem After und den Geschlechtsöffnungen mit der Epidermis oder den durch Einstülpung von derselben entstandenen Schleimhautsystemen vorübergehend zusammenhängt. Am schönsten ist das Epitrichium bei Schweineembryonen von ca. 20—30 *cm* Länge zu sehen. Ersatz der abgestossenen Theile findet von der Keimschicht aus durch rege Zellproduktion statt.

Die zwischen Epidermis und Cutis gelegene Grenzlage oder Basalhaut tritt sehr früh bei Embryonen mit nur wenigen Ursegmentpaaren (Schaf, Hund) als Membrana prima, in Gestalt eines feinen structurlosen Häutchens auf, das ich als eine Ausscheidung der epithelialen Epidermiszellen auffasse, da es zu finden ist, noch lange ehe eine eigentliche Cutislamelle besteht und statt ihrer nur lockeres Mesenchym vorhanden ist.

Die Glashäute der Haarbälge und sammtlicher Hautdrüsen sind nur partiell verdickte eingestülpte Regionen dieser Membran.

An die Stelle des mesenchymatösen Baues des ganz jungen Cutisgewebes tritt anfangs des zweiten Monats fibrillärer Bau; glatte Muskelzellen differenziren sich, und die Scheidung in die Lederhaut und Subcutis, in welcher an gewissen Stellen reichliche Fettzellen sich anhäufen und den Panniculus adiposus formiren, wird durchweg scharf. Durch Einstülpung (primitive Mundhöhle, After, Nasengruben, Lidspalte, äusserer Gehörgang, äussere Generationsorgane) tritt die Haut in innige Beziehungen zu den an sie grenzenden Schleimhautsystemen, Verhältnisse, die am geeigneten Orte noch zu berücksichtigen sind.

Besonders stark verdickt sich die Epidermis schon relativ früh über den Endphalangen der Extremitäten zur Bildung der Hornscheiden. Sie differenzirt sich hier frühe verhornend bei gleichzeitiger Papillenresp. Leistenbildung seitens der Huflederhaut in die aus Hornsäulchen oder Röhrchen und Hornblättchen bestehenden Regionen des Hornschuhs. Die ursprüngliche Kegelform der Raubthierkralle ist auch an den Hüfchen von Pferdeembryonen, weniger bei denen der Artiodactylen, bis zur Geburt auffallend und vor Allem bedingt durch eine bedeutende Entwicklung des Sohlenhornes. Auch am Hornschuh kommt es zu einer Häutung. Die den Huf anfänglich umhüllende oberflächliche weiche, mit dem Epitrichium zusammenhängende Epidermisschichte, das Eponychium der Hufwand, reisst namentlich durch das Längenwachsthum der Hufwand ein und blättert dann mit Ausnahme des als Saumband des Hufes fortbestehenden Theils leicht ab. Damit liegt dann die Glasur der Wand bloss. Das sehr dicke Eponychium der Sohle dagegen bleibt bis zur Geburt als weiche kautschukartige Masse bestehen und wird erst nach der Geburt durch Vertrocknen und die mechanischen Insulte des Gehens und Stehens abgestossen.

Kastanien und Sporn legen sich in derselben Weise wie die Hufe

an. Ueber ihre morphologische Bedeutung siehe beim Hand- und Fussskelet.

Bei den Artyodactylen, namentlich den Schweinen ist das Eponychium der Sohle stark über die Hufspitze gegen die Wand gekrümmt.

Die Hörner entwickeln sich erst nach der Geburt. Zuerst treten auf der Stirne zwei verdickte Stellen an der Epidermis auf, in deren Bereiche die sehr gefassreiche Haut fest mit ihrer Unterlage verwachsen ist. Unter gleichzeitigem Auswachsen der knochernen Stirnzapfen werden diese Epidermishocker zu deren Hornscheide. Auch der oberflächliche Epidermisuberzug des jungen Hornes wird durch dessen Längenwachsthum gesprengt. Ein Theil dieses von mir als Epikeras getauften Ueberzuges bleibt als Hornkäppchen noch einige Zeit auf der Hornspitze sitzen und fallt dann ab, während der Rest des Epikeras als Saumband des Horns Zeit Lebens an dessen Basis erkennbar ist.

Weisse, punktförmige, leicht prominente, an den noch völlig nackten Embryonen auffallende Epidermisverdickungen markiren die erste Anlage der Haare. Sie treten stets zuerst im Gebiete der Ober- und Unterlippe, der Augenbrauen, an den Backen und am Kinn auf, und sind die Anlagen der hier befindlichen Sinushaare, welche sich lange vor den sinuslosen Haaren anlegen und auch viel früher als letztere aus der Haut brechen.

Durchschnitte der Haut zeigen, dass jede Prominenz durch eine leichte Epidermisauftreibung bedingt ist, unter welcher eine umschriebene Zellwucherung der Cutis, die Anlage des Haarbalggrundes und der Papille, liegt. Durch einen kegelförmigen, in die Cutis einwachsenden, aus dem Epidermisknoten hervorgegangenen Zapfen wird die Papillen- und Haarbalganlage in die Tiefe der Cutis verlagert und stülpt das stumpfe aufgetriebene Ende des Kegels ähnlich dem Boden einer Flasche ein.

In dem aus Stachelzellen bestehenden Epithelzapfen scheidet sich eine centrale, kegelförmige, mit ihrer Spitze peripher gerichtete Parthie, der primitive Haarkegel, von den ihn mantelartig umhüllenden Zellen oder der Mantelschicht. Die Cutisparthien, welche diese epitheliale Haaranlage umgeben, wuchern und bilden unter gleichzeitiger Verdickung der Basalhaut, welche zur Glashaut des Balges wird, den bindegewebigen Balg. In die in seinem Grunde befindliche Papille wachsen Gefässe ein. Die Mantelschichte liefert die Stachelschicht des Haarbalges (äussere Wurzelscheide); der axiale Theil wird zum Haare nebst seiner Epidermicula und zur Haarwurzelscheide (= innerer aus Henle'scher und Huxley'scher Schichte bestehender Wurzelscheide) und ihrer Epidermicula.

Das durch besondere Form und Beschaffenheit seiner Zellen characteristische Mark fehlt dem fötalen Haare.

Die Verhornung beginnt an der Spitze des Haares. Durch rege Theilung der auf der Papille sitzenden saftigen Zellen, der Keimschichte, werden dem Haare von unten her immer neue Zellen einverleibt; es wächst rasch und durchbricht mit seiner Spitze bald die langsamer wachsende Haarwurzelscheide, die nun, trotzdem sie mit dem

Haare ein genetisches Ganzes bildete, als selbstständige Bildung erscheint. Vor der Abhebung des Epitrichiums gelegentlich des Durchbruchs der Haare können letztere schlingenförmige Umbiegungen und lockere Aufrollungen zeigen (Schwein).

Während sich Sinushaare und sinuslose Haare in derselben Weise anlegen, complicirt sich bei den ersteren der Bau des bindegewebigen Haarbalges dadurch, dass zwischen äusserer und innerer Balglage gleichzeitig mit dem Durchbruche des Haares der Schwellkörper oder cavernöse Körper sich anlegt. Die Differenzirung in Ringsinus,

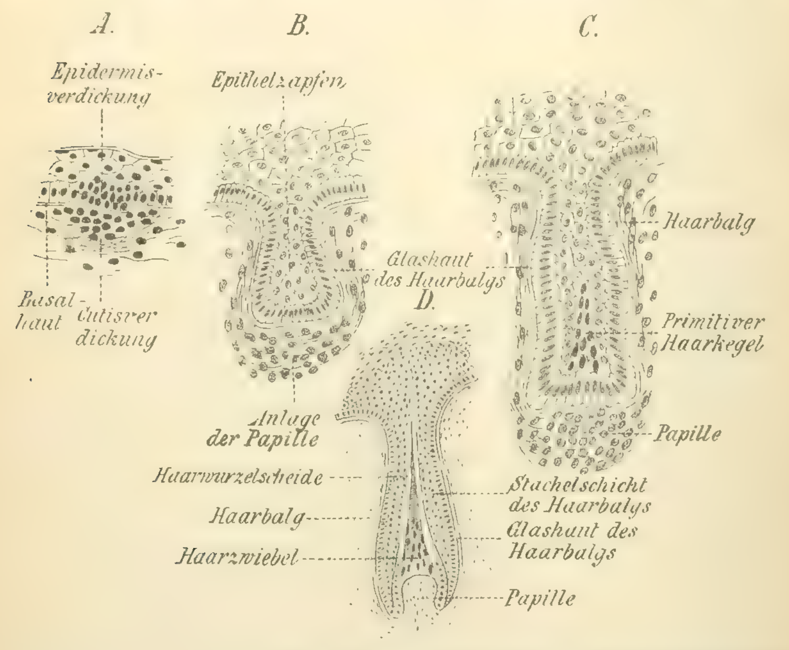


Fig. 81. *A*, *B*, *C*, *D* vier die Entwicklung des Sinushaares zeigende Verticalschnittte, halbschematisch. *B*, *C*, *D* nach P. Martin.
A vom Rindsembryo; *B*, *C* von einem Schafembryo; *D* vom Embryo einer weissen Maus.

cavernösen Körper und Sinuskissen (Raubthiere, Nager) tritt erst nach der Geburt ein.

Zwischen den ersten im Embryonalleben auftretenden Primärhaaren findet man später bei sich vergrössernder Hautoberfläche noch neue Haaranlagen, durch deren Auftreten die Zahl der Haare nach Bedürfniss der Hautoberfläche vermehrt wird. Bezüglich des Ortes und der Zeit, in welchen die Primärhaare zuerst auftreten, sowie des embryonalen Haarwechsels gibt es bei den Hausthieren noch mancherlei Fragen zu untersuchen.

Dass der letztere ziemlich ausgiebig sein kann, und dass die ausgefallenen Haare mit der Amniosflüssigkeit verschluckt werden können, beweist, abgesehen vom Vor-

kommen von Haaren im Meconium des Darmes, ein im Wanste eines 10 Tage alten Kalbes gefundener, mir vorliegender, gut apfelgrosser Haarballen. Eine verspätete, oft erst nach der Geburt eintretende und in vielen Fällen sehr mangelhafte Anlage des Haarkleides führt zu der bei Pferden, Rindern, Ziegen und Hunden bekannten angebornen Haarlosigkeit, Atrichie, besser Oligotrichie oder, da es sich um eine Hemmungsbildung handelt, Hypotrichose.

Die Zeit des Durchbruchs der Haare ist für einzelne Körperstellen eine typische, ebenso die Stellung der Haare (Haarstriche, Haarwirbel) und ihre Dicke und Länge (Schweifhaare, Mahnenhaare, Köthenhaare etc., Wolle der Schafe und gewisser Hunderassen etc.).

Die sinuslosen wollartigen embryonalen Haare werden wegen ihrer Feinheit im Gegensatze zu den nach der Geburt theilweise oder ganz an ihre Stelle tretenden derberen »Ersatzhaaren« als Lanugo bezeichnet.

Die Pigmentirung der Haut und ihrer epidermidalen Anhangsbildungen beginnt bei den verschiedenen Thieren schon intrauterin zur Zeit der Haaranlage durch in die Cutis einwandernde schwarz, pigmentirte Zellen oder Melanocyten, welche von da auch in die Epidermis (Stachelschichte des Haarbalges, Stachelschichte des Hufhornes) vordringen und hier zerfallend ihr Pigment an die Epidermiszellen abgeben, die dann dasselbe um den Kern herum, meist an der distalen Zellenseite aufspeichern.

Alle Hautdrüsen — die Milchdrüsen sollen speciell abgehandelt werden — wie die Knäuel- und Talgdrüsen, nebst der Gesammtheit der bei Thieren vorkommenden specifischen Drüsen (Inguinal-, Anal-, Carpal-, Klauen-, Präputial-, Nasenspiegel- und Thränengrubendrüsen) entwickeln sich durch in die Cutis oder bis in die Subcutis einwachsende solide Epidermissprossen, die sich als Anlagen von Knäueldrüsen bald zu schlangeln und aufzuknaueln beginnen und durch Auseinanderweichen der in ihrer Axe gelegenen Zellen ihre Lichtung bekommen. Die eigene glatte Musculatur der ein zähflüssiges, fettiges Secret liefernden grossen Knäueldrüsen (z. B. Inguinaldrüsen der Schafe) ist ebenfalls epidermidalen und damit ectoblastischen Ursprungs. Mitunter sieht man auch die Entwicklung einer Knäueldrüse von einer Haarbalgmündung ausgehen.

Die alveolaren Talg- oder Haarbalgdrüsen sind in ihrer Entwicklung in der Hauptsache an die Stachelschichte der Haarbälge gebunden. Sie entstehen als warzen- oder flaschenförmige solide Sprossen derselben, nachdem sich Haar und Haarhüllen schon einige Zeit differenzirt haben, und treiben dann secundäre Sprossen, deren centrale Epithelzellen durch fettige Degeneration den Hauttalg liefern. Nur an wenigen Stellen (Vorhaut, Glans penis etc.) entstehen die Talgdrüsen unabhängig von der Stachelschichte eines Haarbalges direct aus der Epidermis.

Die an wechselnden Standorten und in wechselnder Zahl bei den Säugethieren vorhandenen Milchdrüsen werden ihrem Bau und ihrer Entwicklung nach als enorm ausgebildete, mit der Ernährung des Jungen

nach der Geburt betraute Talgdrüsen aufgefasst. Zum Verständnisse der sehr eigenthümlichen, während ihrer Entwicklung und auch im ausgebildeten Zustande auffallenden Verhältnisse sei erwähnt, dass das niederste jetzt lebende Säugethier, das Schnabelthier, noch keine eigentlichen Milchdrüsen und Zitzen besitzt, sondern, dass an seiner Mittelbauchgegend nur eine mit weniger dichten Haaren bestandene pigmentirte Hautstelle auffällt, an welcher ein Complex grösserer Drusen auf die Hautoberfläche mündet, deren Secret von dem Jungen abgeleckt wird. Diese Stelle heisst »Drüsenfeld«. Beim Ameisenigel (Echidna hystrix) wird das Drüsenfeld von einem Cutiswall taschenartig umwachsen. In dem so entstandenen Beutel, der Mammartasche, wird das Ei und das in sehr unreifem Zustande ausgeschlüpfte Junge geborgen und durch das Secret der in die Mammartasche einmündenden Hautdrusen ernährt. Es muss einstweilen noch fraglich bleiben, ob der

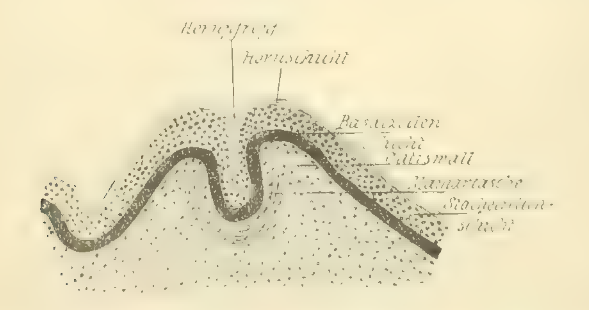


Fig. 82. Mammartaschenanlage eines 14 *cm* langen Schweineembryos nach Klaatsch. Vergrösserung $^{40}/_{1}$.

beim Schnabelthier bestehende Zustand der primäre geblieben oder etwa durch Rückbildung einer Mammartasche entstanden ist.

Die Entwicklung des Gesauges höherer Säugethiere zeigt nun theils vorübergehende, theils definitiv bestehende Anklange an die bei den genannten Thieren bestehenden Zustände. Ausserdem tritt noch eine Weiterbildung in der Weise auf, dass die entwickelteren Drüsencomplexe sich in einzelne Parthien scheiden und in einer Zitze oder Saugwarze, an welcher das Junge saugen kann, zusammengefasst werden. Diese Zitzen sind aber bei den verschiedenen Säugertypen von sehr ungleichem morphologischen Werthe.

Der weiteren Ausbildung des ganzen Apparates entspricht auch eine complicirtere chemische Zusammensetzung des Secretes, das man eigentlich erst jetzt als »Milch« ansprechen darf.

Als erste Anlage des Säugeapparates findet man schon bei sehr jungen Embryonen kleine knotenförmige Epidermisverdickungen, welche aber nicht der Anlage der Milchdrüsen, sondern der Anlage der Drüsenfelder entspricht, und um die sich sehr bald eine wall-

förmige Cutisverdickung, der Cutiswall (Fig. 82), erkennen lässt. Damit ist dann auch bei den höheren Säugern die Anlage einer Mammartasche und mit ihr eine Erinnerung an die Mammartasche der Echidna gegeben. Von der das Drüsenfeld markirenden Epidermisverdickung wachsen dann unter napfartiger Abflachung des letzteren wiederholt sich theilende Epithelsprossen in die Cutis ein, welche die Milchdrüsenepithelien liefern.

Dass die Epidermiseinstülpung dem Cutiswall einer Mammartaschenanlage entspricht, wird dadurch bewiesen, dass sich in dieselbe regelmässig auch ein Theil der

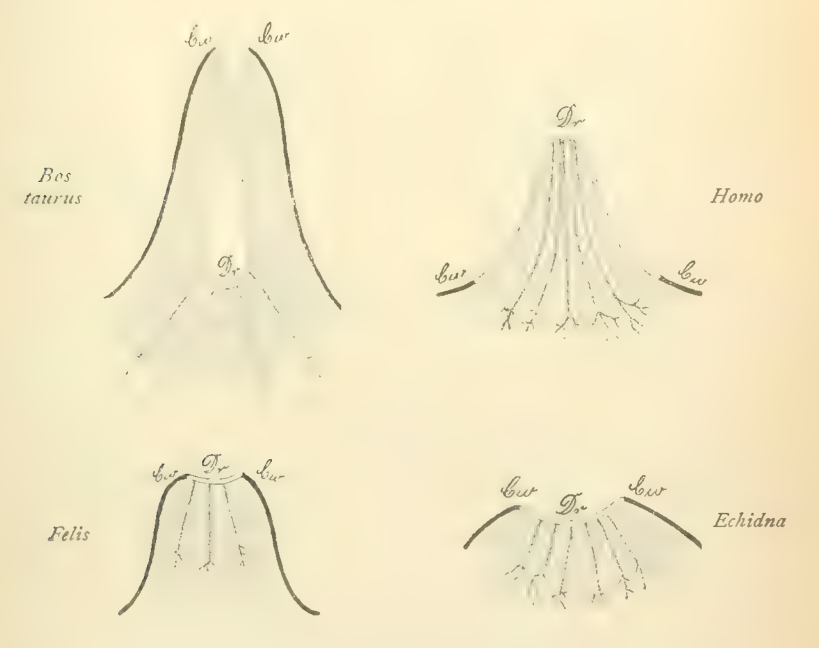


Fig. 83. Schematische Darstellung der Zitzenbildung nach Klaatsch. *Dr* Drüsenfeld oder Mammartaschenanlage; *Cw* Cutiswall.

Hornschicht, wie ein Pfropf mit einstülpt und dass sie bei gewissen Beutelthieren eine Lichtung und in ihrem Grunde Haare und Talgdrüsen besitzt.

Während nun die eingestülpten Epithelsprossen ausnahmslos zu Milchdrüsen werden, sind bezüglich der Zitzen verschiedene Entwicklungstypen zu verzeichnen. Bei den Wiederkäuern wird die Mammartaschenanlage weiter ausgebildet und persistirt. Der die Tasche begrenzende Cutiswall erhebt sich nämlich zu einer Zitze; sein Binnenraum wird Strichcanal, und in dessen erweitertem Grunde, der Cysterne, liegt das Drüsenfeld mit den Milchgängen. Bei der Stute sind in jeder Zitze zwei, in seltenen Fällen (bei der Eselin immer) drei ebenfalls persistirende und weiter entwickelte Mammartaschenanlagen durch Verwachsung ihrer Cutiswalle vereinigt. In jede der-

selben münden die Milchgänge. Auch die Saugwarze des Schweins entsteht durch Erhebung des Cutiswalles. Die Mammartasche bleibt aber in reducirter Weise bestehen, und ihr Binnenraum wird zum kurzen Ausführungsgange des in der Tiefe der Tasche mündenden Drüsencomplexes.

Beim Hunde und der Katze werden die Mammartaschenanlagen und der Cutiswall in eine Cutiserhebung einbezogen, die zur Zitze wird und das abgeflachte Drüsenfeld auf ihrem Gipfel trägt.

Als Theile des Integumentes müssen die Zitzen, sie mögen nach welchem Typus immer gebildet worden sein, auch dessen Bau im Wesentlichen wiederholen. Sie variiren nur bezüglich ihrer Grösse und ihrer Pigmentirung, sowie bezüglich ihres Haarbestandes und der Zahl und Grösse der in ihnen enthaltenen Hautdrüsen.

Neben der typischen Zahl wohlausgebildeter Zitzen findet man auch nicht selten kleinere, meist zu einem isolirten Drüsenkomplex gehörige oder auch ohne solchen vorhandene accessorische oder Afterzitzen. Auch undurchbohrte rudimentäre Zitzen habe ich neben den wohlentwickelten Saugwarzen des Hundes, der Katze und des Schweines gefunden. Bei männlichen Thieren erreicht der Säugeapparat niemals die Ausbildung wie bei weiblichen Thieren, entwickelt sich aber nach Castration stärker. Bald nach der Geburt kann man aus den Milchdrüsen beider Geschlechter durch Druck eine kleine Menge eines milchigen Secretes, die Hexenmilch, entleeren. Während sie nach der Meinung der Einen durch Verfettung der central in den urspüglich soliden Drüsensträngen gelegenen Epithelien behufs Bildung der Lichtung der Drüsengänge geliefert wird, entsteht sie nach der Anschauung Anderer durch wirkliche vorübergehende Secretion, wofür die chemische Analyse des Secretes und der Umstand spricht, dass die Milchabsonderung bei jungen weiblichen Thieren (Fohlen) eine beträchtliche Zeit andauern kann. Man findet auch nicht selten Milchsecretion bei erwachsenen männlichen Thieren (Ziegen- und Schafböcken) in so ausgiebiger Weise, dass sie die Aufzucht von Jungen seitens männlicher Thiere erlaubte.

X. Kapitel: Entwicklung der Sinnesorgane.

Dass die den Körper nach aussen begrenzende Epithelschichte das Nervensystem und die Sinnesorgane, welche die Beziehungen zur Aussenwelt vermitteln, liefert, wird verständlich durch die Ueberlegung, dass ja alle von der Aussenwelt her wirkenden Reize direkt die Körperoberfläche treffen und hier zu Sonderungen in gewöhnliche Epidermiszellen und Sinneszellen führen mussten. Sinneszellen und Nervensystem bedingen sich gegenseitig in ihrer Existenz, denn jede Sinneszelle kann nur mit einem Nerven in Zusammenhang oder Contact gedacht werden, dessen sensuelles Endorgan sie ist. Durch diese Verbindung mit Nerven aber erhebt sich die Sinneszelle den gewöhnlichen Epithelien gegenüber zu einer höheren Leistung, sie wird zur Neuroepithelzelle. Solche Neuroepithelzellen können entweder vereinzelt oder in Gruppen gehäuft zwischen den Epidermiszellen als »niedere Sinnesorgane« (ursprünglicher und alleiniger Zustand bei niederen Thieren) vorkommen. Oder sie werden aus der Epithelschichte der Körperoberfläche mehr oder weniger in die Tiefe verlagert

und von gefässhaltigem Mesenchymgewebe umhüllt, vielfach auch in Verbindung mit sehr complicirten Hilfsapparaten gebracht (secundärer Zustand) und dann als »höhere Sinnesorgane« bezeichnet. Beide Formen finden sich bei allen Wirbelthieren. Immer aber bleibt das Neuroepithel nicht nur bestimmend für die qualitative Leistung der einzelnen Sinnesorgane (ob Geruchs-, Geschmacks-, Tast-, Temperatursinn oder Gesichts- oder Gehörsinn), sondern es bildet auch den Theil des Sinnesorganes, um dessen willen alle übrigen accessorischen Bildungen als Hilfs- oder Schutzapparate vorhanden sind.

a) Niedere Sinnesorgane.

1. Organe des Hautsinnes. Ueber die Entwicklung der im Integumente entweder zwischen den Epidermiszellen oder in der Cutis resp. Subcutis verbreiteten sensiblen, dem Druck-, Temperatur- und Geschlechtssinn dienenden Sinnesorgane (Tastzellen, Vater-Paccinische Körperchen, Nervenknäuel etc.) sind unsere Kenntnisse noch recht unzureichende.

2. Die Anlage des

Geruchsorganes

in Gestalt der Riechgrübchen wurde schon auf Seite 363 u. ff. geschildert, dabei die Vergrösserung der Nasenhohle durch Einbeziehung eines Theils der primitiven Mundhöhle (pars respiratoria) besprochen und die definitive Trennung der Nasen, und Mundhöhle durch Verwachsung der Gaumenplatten beschrieben.

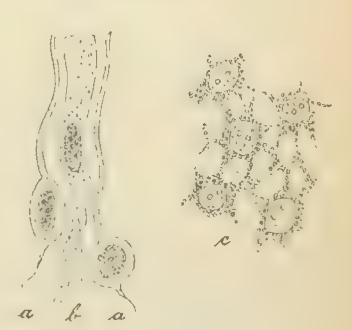


Fig. 84. Riechzellen vom Pferde nach Ellenberger.
a Sinneszellen, *b* Stützzellen, *c* Basalzellen. Starke Vergrösserung.

Das ursprünglich gleichartige Epithel der Riechgrübchen differenzirt sich nachträglich in das eigentliche mit Fäden der Riechnerven in Zusammenhang stehende Neuroepithel oder die Riechzellen und in die Stützzellen. Erstere bestehen aus wenig um einen rundlichen Kern gehäuftem Plasma, das sich am freien Zellenende in einen haarfeinen Fortsatz auszieht, während es am Basalende in einen feinen (Nerven?) Fortsatz ausläuft. Letztere sind massigere Gebilde mit distalem cylindrischen Ende, das einen Flimmersaum trägt. Die proximale Zellhälfte ist schmaler, zackig und buchtig, gabelt sich und hängt mit einem feinen, durch verästelte Basalzellen gebildeten Stützgerüst zusammen.

Diese für die Säuger giltigen Verhaltnisse sind hervorgegangen aus knospenartigen Anhäufungen von zwischen den Stützzellen gelegenen Riechzellen, den Geruchsknospen, wie man sie bei Fischen und geschwänzten Amphibien findet. Durch Schwund des die Geruchsknospen trennenden Epithels kommt es dann von den Amphibien an aufwarts zu einer diffusen Anlage des Riechepithels. Auch beim

jungen Kätzchen findet man das ursprünglich haufen- und gruppenweise angeordnete Riechepithel erst allmählich in gleichmässiger diffuser Anordnung ausgebreitet vor. Die ursprüglich knospenartige Anordnung führt zu den massenhaft in der äusseren Haut der Fische vorhandenen »Tastknospen« hinüber, die auch in die Mundhöhle eingestülpt und dort zu Geschmacksknospen umgebildet werden.

Nach den neueren Untersuchungen wachsen die Fila olfactoria oder die Fäden des Riechnerven höchst wahrscheinlich von dem verdickten Epithel der Riechgruben oder der Riechplatte aus centripetal in den Riechlappen des Gehirnes ein und stellen damit die anfänglich fehlende ganglienzellenhaltige Verbindung zwischen dem Riechlappen und den Neuroepithelien her.

Die Nasenmuscheln entstehen durch Faltensysteme, die sich aus der lateralen Nasenhöhlenwand einrollen. Bei allen Haussaugethieren mit Ausnahme des Pferdes, treibt die untere Nasen- oder Kiefermuschel noch secundäre oder tertiäre Faltenblättchen, welche, sich in typischer Weise krümmend und einrollend, den bei den Raubthieren und Wiederkäuern so complicirten Bau der Kiefermuschel bedingen. Obere und mittlere Muschel sind lediglich excessiv entwickelte Siebbeinmuscheln, während die Kiefermuschel, nur vom Trigeminus und nicht wie die Siebbeinmuscheln vom Olfactorius versorgt, als ein Organ sui generis mit noch unklarer Sinnesleistung besteht. Durch die Muscheln wird die Nasenhöhle jederseits in die drei Nasengänge zerlegt. Der Nasenkamm am Septum narium des Rindes ist eine Schleimhautleiste (Septalleiste), deren Entstehung mit der Muschelbildung zusammenhängt. Bei den meisten Säugethierembryonen finden sich solche leistenartigen Schleimhauterhebungen und füllen den zwischen den Muscheln gelegenen Raum aus. Später bilden sie sich meist mehr oder weniger vollständig zurück, und die Nasengänge erhalten dadurch theilweise ihre zur Athmung nöthige Geräumigkeit.

Durch Ausstülpungen, welche die Nasenschleimhaut in ihre noch weiche unverknöcherte Umgebung hineintreibt, wird die Bildung der Nebenhöhlen, der Kiefer-, Keilbein-, Stirn- und Gaumenhöhle (Wiederkäuer) eingeleitet. Die Bildung dieser Nebenhöhlen hängt weniger mit einer Erhöhung der Geruchsleistungen zusammen als sie vielmehr durch Aussparung von Knochenmasse eine Gewichtsverringerung des durch schweres Gebiss oder Gehörn belasteten Schädels bedingt. Ihre volle Ausbildung erreichen übrigens diese Lufthöhlen des Kopfes erst postembryonal meist nach vollzogener zweiter Dentition, um bis in's späte Alter an Geräumigkeit zuzunehmen.

Die Bowmann'schen Drüsen entwickeln sich aus Epithelsprossen, halten durch ihr Secret die regio olfactoria feucht und werden dadurch für die Geruchsleistung wichtig, denn Geruchsempfindung ist nur bei feuchter Schleimhaut möglich.

Ein kleiner Theil der Gaumenspalte erhält sich in Gestalt des Nasengaumenganges oder Stensonschen Ganges. Derselbe schliesst sich nur beim Pferde und endet in der Gegend der Hacken-

zähne blind. In den Stenson'schen Gang münden die namentlich bei den Hufthieren sehr entwickelten Jacobson'schen Organe ein. Dieselben entstehen (s. Fig. 69 und 70) als Ausstülpungen des Schleimhautüberzugs der Nasenscheidewand und wachsen zu blindgeschlossenen, am Boden der Nasenhohle rechts und links vom Septum gelegenen und durch eine eigene Knorpelkapsel gestützten Röhren aus. Im Epithel der sie auskleidenden Schleimhaut finden sich von einem Aste des Riechnerven versorgte Riechzellen, ausserdem verläuft ein sensibler Trigeminusast zu ihrer Schleimhaut. Function unklar.

3. Geschmacksorgan.

Die Neuroepithelien des Geschmackssinnes oder die Schmeckzellen haben im Wesentlichen mit den Riechzellen gleiche Form, doch sind sie schlanker als letztere; ihr Plasma ist um den Kern herum auf eine äusserst dünne Schichte reducirt, und der haarartige Fortsatz am freien Ende ist wie der fadenartige am Basalende kurz. Ein primitiveres, an die Tastknospen der Fischhaut erinnerndes, Verhalten ist im Gegensatz zu den diffus eingestreuten Riechzellen in der Häufung der Schmeckzellen zu Gruppen, die von pyramidenförmigen Stütz- oder Pfeilerzellen umhülst werden, gegeben. Beide zusammen formiren mit eigenthümlichen verästelten und ein zartes Gerüst für die Schmeckzellen bildenden Basalzellen die Geschmacksknospen

Die Entwicklung der Geschmackspapillen und ihrer Geschmacksknospen setzt erst spät gegen Ende des embryonalen Lebens ein. Einfache blattartige oder ringförmige Epithelausstulpungen führen zur Bildung der Papillae foliatae, circumvallatae und clavatae.

Die eigentliche Differenzirung der Papillenblätter bei ersteren und die Trennung des Walles von der Papille bei den umwallten Papillen erfolgt aber erst einige Tage nach der Geburt. Die primären Epitheleinstülpungen liefern weiter in die Tiefe wuchernd auch die an die Geschmacksorgane gebundenen und für die Geschmacksempfindung wichtigen Ebner'schen oder serösen Drüsen. Die Geschmacksknospen werden relativ spät durch Differenzirungen der Cylinderzellenschicht des Mundschleimhautepithels angelegt. Gruppen derselben nehmen nämlich an den Geschmacksorganen Spindelform an, und diese Spindelzellen durchsetzen dann das ganze Epithellager und scheiden sich in die centralen Schmeck- und die peripheren Pfeilerzellen.

Auch die Nervenfasern des Glossopharyngeus sollen von den peripheren Ganglienzellen aus centralwärts wachsen. Es ist aber noch zu beweisen, dass die Ganglienzellen durch Ausschaltung aus den Geschmacksknospenanlagen entstehen.

Ich finde in der Papilla foliata eines Pferde-Embryo von $9\frac{1}{2}$ Monaten eine Menge Geschmacksknospen, deren Mehrzahl aber nicht an ihrem definitiven Standorte um die Spalten des Organes herum, sondern im Epithel der freien Faltenoberfläche gelegen und auffallenderweise in unzweideutiger Degeneration begriffen ist. Nur die tief-

gelegenen sind intact. Völlige Ausbildung nach Zahl, Grösse, Form und Standort erreichen die Geschmacksknospen erst nach der Geburt.

Geruchs- und Geschmacksorgan sind nur als eine eingestülpte, mit reichlichen Neuroepithelien bestandene Oberhautstrecke aufzufassen, die, mit gewissen Drüsen (den Bowmann'schen und Ebner'schen Drüsen) in engste Beziehung gebracht, auf dem Wege des Functionswechsels verspecifische Sinnesleistungen übernommen hat.

b) Höhere Sinnesorgane.

1. Die erste Anlage der

Sehorgane

in Gestalt der primitiven Augenblasen, die als Ausstulpungen des primitiven Vorderhirns entstehen und durch den Augenblasenstiel zuerst mit

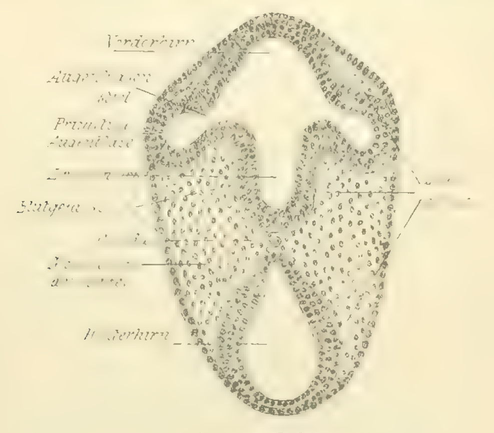


Fig. 85. Querschnitt durch den Kopf des Hundeembryos in Fig. 64. Vergrösserung $^{50}/_{1}$.

der Vorderhirnwand, dann aber nach der Scheidung in secundäres Vorderhirn und Zwischenhirn mit dem letzteren verbunden sind, ist S. 357 beschrieben. Die Höhle der primitiven Augenblase communicirt demnach zunächst durch den in der Axe des Augenblasenstieles verlaufenden Gang mit dem dritten Hirnventrikel (s. Fig. 61). Die primitiven Augenblasen liegen mit ihrem lateralen Pole anfänglich dem Hornblatte dicht an (Fig. 85), sehr bald aber schiebt sich eine dünne Mesenchymschichte zwischen beide ein.

Gegenüber dem lateralen Pole liegt der in den Augenblasenstiel übergehende mediale Pol; ausserdem kann man eine dorsale und ventrale convexe Hälfte der primitiven Augenblase unterscheiden.

Diese Blasenform wird aber sehr bald abgeändert, da sich der laterale Pol einstülpt (Fig. 86). Ueber dieser Einstülpung verdickt sich das Horn-

blatt und bildet eine kleine Grube, die Linsengrube, deren Ränder mit dem Hornblatt noch längere Zeit zusammenhängen. Diese Uebergangsstelle engt sich ein. Die Linsengrube wird dadurch zum Linsensäckchen, das durch eine enge Oeffnung vorübergehend auf dem

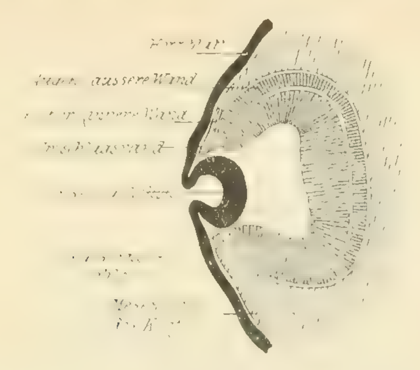


Fig. 86. Schema zur Bildung des Augenbechers und der Linse.

Hornblatte ausmündet, später schnürt es sich unter Verwachsung der Ränder dieser Oeffnung vom Hornblatt ab. Die Linse ist also eine durch Abschnurung vom Hornblatte gelieferte epitheliale

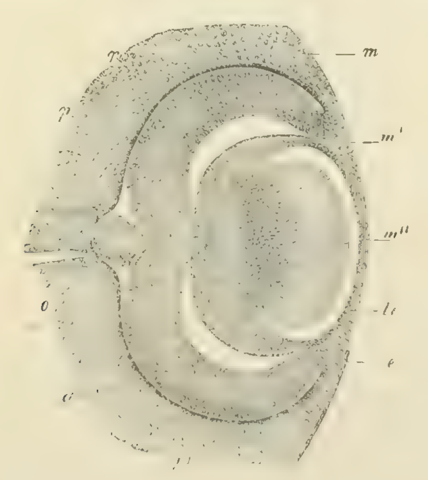


Fig. 87. Auge eines Kaninchenembryos von 14 Tagen im Horizontalschnitte. Vergrösserung $^{65}/_{1}$. Nach v. Kölliker.

o Opticus, *p* Pigmentschichte der Netzhaut, *r* Retina, *g* Glaskorper, *l* hintere Wand der Linse oder Anlage der Linse, *le* vordere Wand der Linse oder späteres Epithel der Linsenkapsel, zwischen beiden Rest der Hohle der Linsenblase. *m* Mesenchym um die secundäre Augenblase noch ohne Andeutung von Sclera und Charioidea, *m'* Stelle wo dieses Mesenchym mit der mesenchymatösen Umhüllung der hinteren Wand der Linse oder dem Glaskörper zusammenhängt, *m''* dünne Mesenchymlage vor der Linse - Anlage der Pupillarmembran und zum Theil auch der Cornea. Das Epithel vor dem Auge (späteres Conjunctival-Epithel) ist bis auf einen kleinen Rest bei *e* abgefallen.

Bildung. Die anfänglich überall ziemlich gleiche Dicke der Linsenwand wird durch Verlängerung der Zellen an der medialen Wand geändert. Dieselben wachsen nämlich zu Linsenfasern aus und bilden eine gegen die Linsenhöhle halbkugelig vorspringende Verdickung (Fig. 87). Die in der Mitte dieser Verdickung gelegenen längsten Fasern sind senkrecht auf die äussere Linsenwand gestellt, die mehr peripher gelagerten dagegen krümmen sich concav gegen den Linsenäquator zu (Bogenfasern) und gehen in der Uebergangszone in die cubischen und dann flachen Zellen der lateralen Linsenwand über. Alle Linsenfasern besitzen im Gegensatze zum erwachsenen Thier in der embryonalen Linse Kerne. Die langauswachsenden Linsenfasern berühren schliesslich die innere Fläche der cubischen die laterale Linsenwand bildenden Zellen; die Linsenhöhle schwindet dann und die Linse wird solid.

Auf diesen soliden Linsenkern werden dann noch weitere Fasern seitens der am Aequator gelegenen Uebergangszone aufgelagert, wodurch die Linse an Grösse beträchtlich zunimmt.

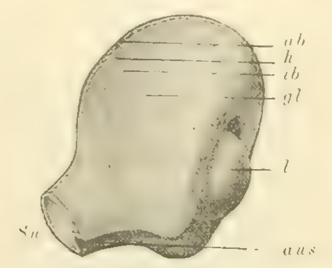


Fig. 88. **Plastische Darstellung des Augenbechers mit Linse und Glaskörper.** *ab* äussere Wand des Augenbechers; *ib* innere Wand desselben; *h* Hohlraum zwischen beiden Wänden, der später völlig verschwindet; *Sn* Augenblasenstiel, von unten her rinnig eingestülpt; *aus* Augenblasenspalte; *gl* Glaskörper; *l* Linse.

Die Linsenkapsel ist eine cuticulare Ausscheidung der Linsenfasern; das Epithel der Linsenkapsel besteht aus den abgeflachten Zellen, welche die äussere Linsenwand bildeten.

Die eingestülpte äussere Wand der primitiven Augenblase geht am Umschlagsrande in die nicht eingestülpte mediale Wand über. Die primitive Augenblase ist somit in die Form eines Bechers mit doppelter Wand übergeführt worden, in dessen Höhlung die Linse liegt; den Griff des Bechers bildet der Augenblasenstiel.

Die untere Wand der primitiven Augenblase wird durch ein gefässhaltiges Gallertgewebe, die Glaskörperanlage, ebenfalls eingestülpt. Durch diese, auch auf die untere Fläche des distalen Theiles des Augenblasenstieles übergreifende Einstülpung erscheint der Becher an seiner unteren Fläche geschlitzt. Dieser Schlitz ist die fötale Augenspalte. Ihre Ränder gehen lateral in den Umschlagsrand des Augenbechers (den Becherrand) über (Fig. 88), medial dagegen verlängern sie sich rinnenförmig und verflachen sich. Zugleich bilden sie den Uebergangstheil der eingestülpten unteren Wand des früher röhrenförmigen Augen-

blasenstiels in die nicht eingestülpte obere. Der Augenblasenstiel ist somit in eine doppelwandige, nach unten offene Rinne umgewandelt worden.

Die beiden Wände des Augenbechers, die innere nicht eingestülpte und die äussere eingestülpte, sind von epithelialem Bau und umfassen jetzt mit ihrem Umschlagsrande die Linse, mit der Augenspalte dagegen den einwachsenden Glaskörper. Die Ränder der Augenspalte nähern sich, verwachsen und schliessen die Augenspalte ab.

Bestehenbleiben der Augenblasenspalte findet sich als Hemmungsbildung und wird als Colobom bezeichnet.

Bei Beginn der Linsenbildung sind die beiden Blätter des Augenbechers noch durch einen weiten Zwischenraum getrennt, der durch



Fig. 89. Sagittalschnitt durch den Augenbecher eines 27 Tage alten Schafembryos. Vergrosserung ca. 45/1.

den im Augenblasenstiel verlaufenden Canal mit dem dritten Hirnventrikel communicirt. Der zwischen Linse und äussere Wand des Augenbechers einwachsende Glaskörper presst die eingestülpte äussere Becherwand mehr und mehr an die innere an. Dadurch wird der Rest der in der primären Augenblase befindlichen Höhle völlig verdrängt und beide Blätter liegen schliesslich dicht aneinander (Fig. 89. Der eingewucherte Glaskörper füllt dann den ganzen Raum zwischen hinterer Linsenwand und eingestülpter Wand des Augenbechers aus, setzt sich aber auch in die Rinne im doppelwandigen Augenblasenstiel fort und liegt nach Verwachsung der Rinnenränder als bindegewebiger, die Arteria centralis nervi optici enthaltender Strang in der Achse des jetzt soliden Augenblasenstieles. Das gefässhaltige Gallertgewebe des Glaskörpers bildet in Gestalt eines gefässhaltigen Sackes einen Er-

nährungsapparat für die rasch wachsende selbst aber gefässlose Linse, die **Gefässhaut** oder **Tunica vasculosa lentis**, welche sich nach der Geburt zurückbildet und dem erwachsenen Thiere fehlt.

Die Gefässe derselben entstammen der Art. capsularis aus der Art. centralis retinae und verlaufen über den Linsenäquator nach dem Centrum der äusseren Linsenfläche (Figg. 90 u. 91). Hier biegen sie in feinen Schlingen um und gehen nach Ausbildung der Iris Anastomosen mit deren Gefässen in der Nähe des Pupillarrandes ein, durch welche ihr Blut abfliesst. Der dicht hinter der Pupille sichtbare, die vordere Linsenfläche überziehende Theil der Gefässhaut wird auch als **membrana pupillaris** bezeichnet. Anomalerweise besteht die Gefässhaut der Linse noch längere Zeit nach der Geburt. Die in solchen Fällen hinter der Pupille auffallende membrana pupillaris veranlasst dann die sogenannte **Atresia pupillae congenita**. Der bei Wiederkäuern meist sehr deutliche Canalis hyaloideus des Glaskörpers ist



Fig. 90. Ein Theil eines Durchschnitts durch die Augenanlage eines Mäuseembryos nach **Kessler** aus **O. Hertwig's** Entwicklungsgeschichte.

Man sieht einen Theil der Linse, den Rand des Augenbechers, die Hornhaut und Augenkammer.

pi Pigmentepithel des Auges, *r* Retina, *rz* Randzone des Augenbechers, *g* Gefässe des Glaskörpers in der Gefässkapsel der Linse, *tv* Tunica vasculosa lentis, *x* Zusammenhang der Aderhaut des Auges mit der Tunica vasculosa lentis, *l* Uebergang des Linsenepithels in den Linsenfasern, *lc* Linsenepithel, *k* Augenkammer, *d* Descemetische Membran, *h* Hornhaut, *he* Hornhautepithel. Mittelstarke Vergrösserung.

das noch im erwachsenen Individuum vorhandene Ueberbleibsel der obliterirten Arterie der Linsenkapsel.

Aus dem secundären Augenbecher gehen die **Netzhaut** mit der **Pigmentschichte der Retina** oder dem **Tapetum nigrum**, hervor. Die **Sclera** und **Chorioidea** mit dem sogenannten »**Tapetum**« sind Producte des Mesenchyms.

Die vom Hornblatt abgeschnürte Linse wird von einer zarten

Mesenchymkapsel umhüllt, welche rasch an Dicke zunimmt und sich in zwei Lagen trennt. Die eine überzieht in bereits erwähnter Weise die vordere Linsenfläche als Membrana pupillaris, die andere wird Hornhaut und ist durch einen Spalt, die vordere Augenkammer, welche mit dem Auftreten der Iris an Geräumigkeit zunimmt, von der membrana pupillaris getrennt (Fig. 90).

Die einschichtige epitheliale nicht eingestülpte Wand des Augenbechers wird durch sehr früh, zuerst vom Rande des Augenbechers her, auftretende Pigmentkörnchen intensiv schwarz gefärbt und damit zur Pigmentschichte der Netzhaut.



Fig. 91. Horizontalschnitt durch das Auge eines Rindsembryos von 3,5 *cm* Länge. Vergrösserung ca. $^{30}/_{1}$. Nach v. Kölliker.

o Opticus (die Punkte und Striche bedeuten die Kerne der Stützsubstanz), *ha* Vasa hyaloidea anteriora s. capsularia, *hp* Vasa hyaloidea propria s. posteriora, *p* Tapetum nigrum, *r* Retina mit der Ausbreitung des Opticus an ihrer inneren Fläche; *m* musculi recti, *scl* Sclera, *lc* Thranendrüsenanlage, *pp* hintere (laterale) Augenlidcommissur, *pa* vordere (mediale) Augenlidcommissur, *nl* Canaliculus lacrymalis, *mp* membrana pupillaris, *i* Iris, *c* Cornea (tiefe Lage, sclerale Schicht); *c'* Cornea oberflächliche cutane Lage mit dem Epithel. Die Falte einwärts von der Commissura medialis der Lider ist die Plica semilunaris oder Nickhaut.

Die Netzhaut selbst geht aus der eingestülpten, dem Glaskörper zugekehrten Wand des Augenbechers dadurch hervor, dass sich deren

ursprünglich epitheliale Zellen zuerst schichten und dann wie die Zellen der Hirnwand, als deren Ausstülpung ja die Netzhautanlage aufzufassen ist, sich in Spongioblasten und Neuroblasten scheiden.

Complicirtere Vorgänge am Augenbecherrande führen zur Bildung der Iris mit der Pupille und des Ciliarkörpers. Dadurch dass die Zellen des eingestülpten Blattes am Becherrande aus der cylindrischen Form in die cubische übergehen und eine einfache Lage bilden, verdünnt sich der Becherrand; gleichzeitig schiebt er sich in die vordere Augenkammer zwischen Hornhaut und vordere Linsenfläche ein. Er bildet so die Pigmentschichte der Iris, denn auch in ihm lagern sich jetzt wie in der äusseren Schichte, Pigmentkörnchen ab.

Mangelhafte Ablagerung derselben bedingt die als Glas- oder Birkauge bekannten Irisfärbungen. Bei albinotischen Thieren fehlt das Pigment gänzlich und die Iris erscheint dann in Folge der durchschimmernden Blutfarbe roth.

Die von der Irisanlage umgrenzte runde (Hund, Schwein) querovale (Pferd, Wiederkäuer) oder senkrecht schlitzförmige (Katze) Spalte ist die Pupille. Mit der Epithelschicht wächst auch die ihr nach

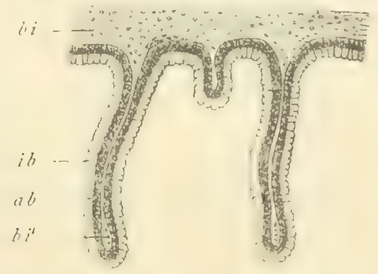


Fig. 92. Ciliarfalten vom Kaninchenembryos von 10 *cm* nach Kessler. Aus O. Hertwigs Entwicklungsgeschichte.

Man sieht die durch Faltung des Augenbechers entstandenen Ciliarfortsätze. *bi* bindegewebiger Theil des Ciliarkörpers, *ib* inneres Blatt, *ab* äusseres pigmentirtes Blatt des Augenbechers, *bi'* Bindegewebsblatt, das in die Epithelfalte eingedrungen ist.

aussen aufliegende Mesenchymlage und verdickt sich gleichzeitig. Aus ihr geht das an Gefässen und glatten Muskelfasern (Sphincter und Dilatator Iridis) reiche, eigentliche Irisstroma hervor. Der nach hinten an das Pigmentblatt und den Linsenäquator angrenzende, auch zur verdünnten Randzone des Augenbechers gehörige Theil wächst mit dem zugehörigen gefässhaltigen Mesenchym energisch in die Fläche und legt sich mit der epithelialen Doppellamelle des Bechers in radiäre den Linsenäquator umgebende Faltenkämme, deren Gesammtheit zum Ciliarkörper wird

Diese Falten nehmen durch Wucherung des zwischen ihren Epithelblättern enthaltenen gefässhaltigen Bindegewebes an Dicke zu und verbinden sich unter Ausbildung der Zonula Zinnii, deren Entstehung noch weiterer Untersuchung bedarf, mit der Linsenkapsel.

Wir haben die Netzhaut in einem Entwicklungsstadium verlassen, in welchem ihr Bau der embryonalen Hirnwand glich.

Durch die Scheidung in Spongioblasten und Neuroblasten differenzirt sich die anfänglich epitheliale Netzhautanlage 1. in das spätere Neurospongium oder Stützgerüste der Netzhaut (die Müller-schen Stützfasern und die »innere« und »äussere reticuläre Schichte«). An den beiden Flächen der epithelialen Netzhautanlage treten ferner als feine cuticulare Grenzschichten die glaskörperwärts gelegene Limitans interna und gegen die Pigmentschichte zu die Limitans externa auf. 2. Die Neuroblasten werden unter vielfachen Verschiebungen a) zu den nervösen Elementen (den Nervenzellenschichten und Nervenfaserschichten) und b) zu den Neuroepithelien der Netzhaut. Die Elemente der als Neuroepithel zu deutenden »äusseren Körnerschichte« treiben nämlich Fortsätze, welche der Pigmentschichte zugekehrt sind und die Grenze der Limitans externa überschreitend zu den Stäbchen und Zapfen werden. An der Oberfläche der Stäbchen und Zapfen entstehen die Aussenglieder als cuticulare Abscheidungen und die Stäbchen und Zapfen senken sich in kleine Vertiefungen der polygonalen Pigmentzellen des Tapetum nigrum ein.

Bei den blindgeborenen Jungen der Raubthiere sollen sich Stäbchen und Zapfen im Gegensatze zu den sehend geborenen Hufthieren erst nach der Geburt entwickeln.

Ausser dem Neurospongium enthält die fertige Netzhaut noch spärliche bindegewebige Elemente, welche mit den Aestchen der in der Nervenfaserschicht sich verzweigenden, bei dem Pferde und der Katze aber nur wenig über die Sehnervenpapille hinausreichenden Arteria centralis retinae eindringen.

Jetzt erst kann man an der Netzhaut einen eigentlichen lichtpercipirenden nervösen und den nur aus Neurospongium bestehenden und der nervösen Theile entbehrenden Ciliar- oder Iristheil, in welchem nur vereinzelte Neuroblasten, die, wie es scheint, vorübergehend auftreten und später zu Grunde gehen, von einander abgrenzen. Ersterer setzt sich gegen letzteren durch die Ora serrata ab.

Auch an der Chorioidea oder Aderhaut lassen sich jetzt ausser ihrer Schichtung in die Venen- und Capillarschichte und das »Tapetum« deutlich die eigentliche Aderhaut und das Corpus ciliare nebst Iris, sowie die in letzterer gelegenen Muskeln unterscheiden.

Aderhaut und Choriocapillaris entstehen aus dem den Grund des Augenbechers umschliessenden gefässhaltigen Mesenchym als zwei leicht trennbare und nur am Ciliarkörper fest zusammenhängende gefässhaltige pigmentirte Bindegewebsplatten, deren äussere durch die lockere und pigmentirte Lamina fusca an die Sclera angeheftet ist. Das zwischen Venen- und Capillarschichte der Chorioidea gelegene blausilberige (Wiederkäuer) oder grüngoldige (Fleischfresser) dem Schweine fehlende Tapetum bedarf hinsichtlich seiner Entwicklung noch genauerer Untersuchung.

Der Nervus opticus entsteht nicht aus dem epithelialen Augen-

blasenstiel, sondern dieser bildet nur eine Art Stützgewebe, in welchem die Nervenfasern des Opticus theils aus den Ganglienzellen der Netzhaut zum Gehirn und wahrscheinlich auch vom Gehirn her gegen die Netzhaut einwachsen. Der so entstandene Sehnerv ist von einer doppelten Bindegewebshülle umscheidet, deren innere gefässhaltige Lage als Gefässscheide die Aderhaut des Auges mit der Tunica vasculosa des Gehirns verbindet. Das äussere derbere Blatt dagegen geht als Fortsetzung der Meninx fibrosa (Duramater) in die derbe Sclera des Bulbus über, welche lange Zeit als eine dünne Bindegewebskapsel dicht mit der Aderhaut verwachsen ist und erst spät als selbständige Bildung erscheint. Auch in den Sehnerven dringen, ähnlich, wie ins Centralnervensystem, später gefässhaltige Bindegewebszüge aus der Gefässscheide ein und umspinnen seine einzelnen Faserbündel sowie sein aus dem Augenbecherstiel ableitbares Stützgewebe.

Von den Schutz- und Nebenorganen des Auges entstehen die

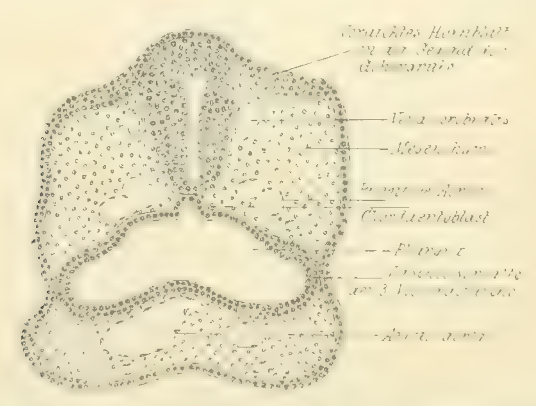


Fig. 93. Querschnitt durch den Kopf des in Fig. 180 abgebildeten Schafembryos von 17 Tagen und 22 Stunden in der Gegend der Gehörgrübchen. Vergr. $^{90}/_{1}$.

Lider ziemlich früh in Gestalt zweier von oben und unten über die Hornhaut wachsender Cutisfalten (Fig. 91). Das innere Blatt der Lidfalten schlägt sich am Fornix auf die vordere Bulbusfläche um, wird Schleimhaut und heisst Bindehaut des Auges. Die zwischen den freien Lidrändern befindliche Lidspalte wird durch Epithelwucherungen von den Lidrändern aus verschlossen. Durch das Hervorsprossen der Cilien wird dieser Verschluss entweder sofort nach der Geburt (Hufthiere) oder einige Zeit später (Raubthiere) gelöst. Neuere Untersuchungen lassen die Lösung der Augenlider beim Hunde durch einen Verhornungsprocess in der Richtung von aussen nach innen bedingt sein, der in wenigen Tagen nach der Geburt abläuft und zur Bildung einer breiten verhornten Platte zwischen den Lidern führt.

Die Meibom'schen Drüsen bilden sich noch während der Verklebung der Lidränder nach Art der Talgdrüsen durch zapfen-

förmige Wucherungen der Stachelschichte der Epidermis vom Lidrande aus mit secundärer Sprossenbildung. Ihre Lichtung entsteht durch fettige Degeneration der in der Drüsenachse gelegenen Zellen. Gleichzeitig mit ihnen legen sich auch die Cilien nach Art der übrigen Haare an.

Das dritte Augenlid oder die Nickhaut entsteht als senkrechte Conjunctivalfalte im medialen Augenwinkel (Fig. 91). In ihm entwickeln sich Talgdrüsen und die nach dem Typus der Thränendrüse gebaute Hardersche Drüse, zu welcher beim Schwein noch eine grosse Talg-

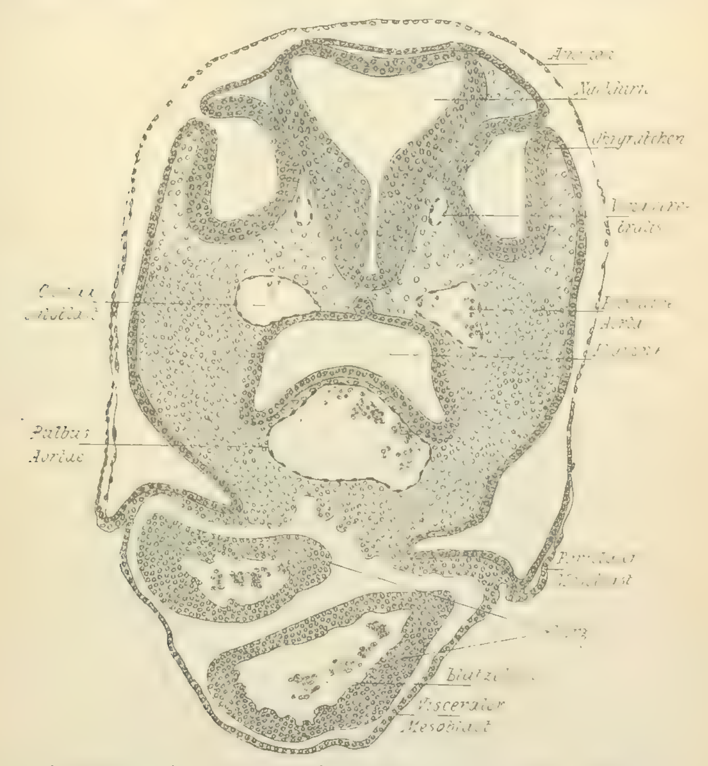


Fig. 94. Querschnitt durch den Kopf eines Hundeembryos (von der Entwicklungsstufe wie der in Fig. 64 abgebildete) in der Höhe der Gehörgrübchen. Vergrösserung $^{90}/_{1}$.

drüse, die Nickhautdrüse, kommt. Sämmtliche Drüsenbildungen zusammen veranlassen eine kugelige Prominenz der Nickhaut oder die Caruncula lacrymalis. In der Bindegewebsplatte des dritten Augenlides auftretende Knorpelzellen führen zur Bildung des Blinzknorpels.

Die Thränendrüse entsteht durch Wucherung des Epithels am Fornix conjunctivae. Der vom medialen Augenwinkel in die Nasenhöhle führende Thränennasengang (Fig. 91) legt sich in Gestalt der schon bei der Bildung des Gesichtes (Fig. 66) erwähnten Thränenfurche an.

Ihre Ränder biegen sich zusammen und bilden so eine solide äusserlich nur durch eine feine Furche erkennbare Epithelleiste, die sich vom Oberflächenepithel abschnürt und durch Auflösung ihrer axialen Zellen zu einem Canal wird.

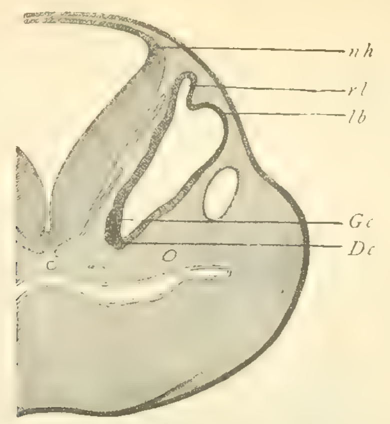


Fig. 95. Senkrechter Durchschnitt durch die Labyrinthblase eines Schafembryo von 1,3 *cm* Länge; nach Böttcher. Vergrösserung $^{30}/_{1}$. Aus O. Hertwig's Entwicklungsgeschichte.

nh Wand des Nachhirns, *rl* Recessus labyrinthi, *lb* Labyrinthbläschen, *Gc* Ganglion cochleare, das einem Theil des Labyrinthbläschens *(Dc)* anliegt, der zum Schneckengang auswächst.



Fig. 96. Querschnitt durch den Kopf eines 1,6 *cm* langen Schafembryo in der Gegend der Labyrinthblase, auf der rechten Seite ist ein mitten durch die Labyrinthblase geführter Schnitt gezeichnet, links ein etwas mehr nasal fallender. Nach Böttcher aus O. Hertwigs Entwicklungsgeschichte.

hn Hörnerv; *vb* verticaler Bogengang; *gc* Ganglion cochleare (spirale); *dc* Ductus cochleares; *f* einspringende Falte, wodurch die Labyrinthblase in Utriculus und Sacculus zerlegt wird; *rl* Recessus labyrinthi; ***nh*** Nachhirn.

Von den Thränenröhrchen entsteht das obere aus dem Anfangsstück der aus der Thränenfurche hervorgegangenen Epithelleiste, das untere sprosst aus dem oberen hervor.

2. Gehörorgan.

Von den zum Gehörorgan zusammentretenden Theilen ist das die Endausbreitung des Hörnerven enthaltende häutige Labyrinth mit seinen Neuroepithelien, den Hörzellen, der wichtigste. Als seine erste Anlage bemerkt man, ehe sich die anderen Theile anlegen, rechts und links vom Nachhirn und dorsal von der ersten Visceralspalte eine

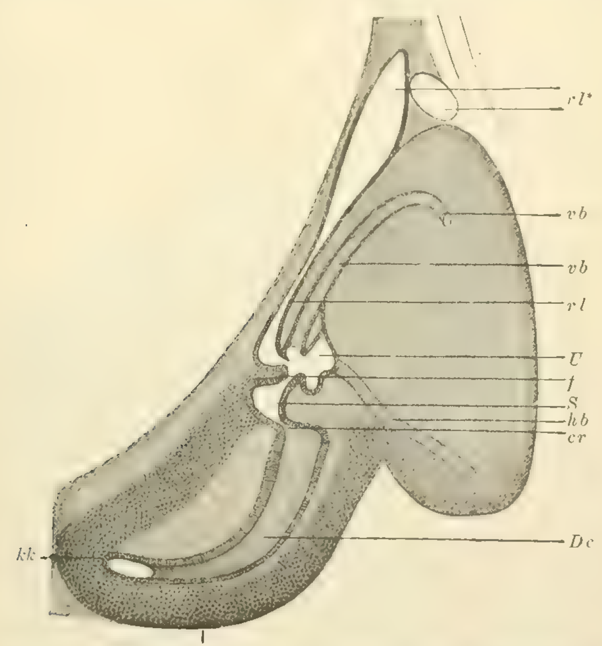


Fig. 97. Nach 2 Durchschnitten durch das Labyrinth eines 2,8 *cm* langen Schafembryos Nach Böttcher aus O. Hertwig's Entwicklungsgeschichte.
rl Recessus labyrinthi; *rl** ampullenartige Erweiterung desselben; *vb*, *hb* verticaler, horizontaler Bogengang; *U* Utriculus; *S* Sacculus; *f* Falte, durch welche das Labyrinth in Sacculus und Utriculus zerlegt wird; *cr* Canalis reuniens; *Dc* Ductus cochlearis; *kk* Knorpelkapsel der Schnecke.

rundliche Verdickung des Hornblattes, welche sich bald grubenförmig einsenkt (Figg. 93 und 94).

Unter dem Grunde des Grübchens bemerkt man bald eine gangliöse Auftreibung Das Grübchen vertieft sich, seine Ränder verwachsen und das nun geschlossene epitheliale Säckchen, löst seinen Zusammenhang mit dem Hornblatt, rückt in die Tiefe und wird allseitig von Mesenchym umwachsen. Damit ist das Hörbläschen oder die Grundlage des Labyrinthes gebildet worden (Fig. 95).

Die spätere complicirte Form des Labyrinthes entsteht durch Faltenbildung und Abschnürung der Säckchenwand. Zunächst bildet sich eine dorsal gerichtete Ausbuchtung der Recessus labyrinthi, der sich beträchtlich verlängert und verengt, während sein blindes Ende sich blasenförmig erweitert (Figg. 95, 96 und 97).

In ventraler Richtung streckt sich das Horbläschen und treibt einen zweiten Fortsatz, die erste Anlage des medialwärts gekrümmten Schneckenganges oder des Ductus cochlearis, dessen concaver Seite die erwähnte gangliöse Anschwellung sich anschmiegt.

Eine an der medialen Seite einspringende Falte scheidet nachträglich einen dorsalen Abschnitt oder den späteren Utriculus mit den halbzirkelförmigen Canälen von dem ventralen Theile, aus dem das Säckchen und die Schnecke sich bilden

Die drei halbcirkelförmigen Canale oder Bogengänge legen sich als dünne scheibenartige Ausstülpungen der Wand des Gehörbläschens an. Die beiden Epithelblätter dieser flachen taschenartigen Ausstülpungen verkleben miteinder und nur der freie bogenförmige

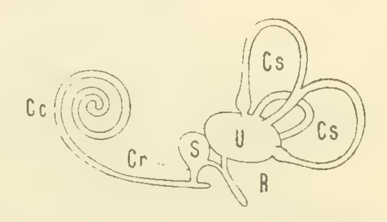


Fig. 98. Schema des häutigen Labyrinthes. Nach Waldeyer.
U Utriculus; *S* Sacculus; *Cr* Canalis reuniens; *C* Schnecke; *Cs* Bogengänge.

Rand der Ausstülpung erweitert sich. So entstehen bogenförmige, an zwei Stellen in die Säckchenlichtung mündende Canäle. Der mittlere solide plattenartige Theil der Ausstülpung, der wie eine Art Gekröse die Bogengänge mit der Säckchenwand verheftet, wird vom Bindegewebe durchwachsen und schwindet. Die beiden senkrecht gestellten halbcirkelförmigen Canäle legen sich zuerst und zwar aus einer einzigen grösseren taschenformigen Ausstülpung an. Ihre beiden freien Mündungen in das Säckchen erweitern sich zu den Ampullen. Der horizontale Bogengang entsteht später unabhängig von den vorigen und bildet an seinen beiden Enden je eine Ampulle aus.

Der Rest der dorsalen Abtheilung des Gehörbläschens nach Ausbildung der halbzirkelförmigen Canäle heisst nun Utriculus.

Der ventrale Abschnitt des Gehörbläschens sondert sich durch eine immer tiefer werdende Einschnürung vom Utriculus und beide communiciren schliesslich nur noch durch ein enges Canälchen, den canalis utriculo-saccularis. Die Einschnürung liegt an der Stelle des Labyrinthbläschens, von welcher der Labyrinthanhang entspringt.

Es muss also die Einmündung des letzteren im Bereiche des Canalis utriculo-saccularis etwa in der Mitte desselben liegen. Der Labyrinthanhang, Recessus Labyrinthi, gabelt sich in seinem Anfang in zwei feine Röhren, deren eine in den Sacculus, deren andere in den Utriculus führt.

Eine weitere Einschnürung gliedert den Sacculus von dem sich bildenden Schneckengang ab. Der Zusammenhang beider wird durch den engen Canalis reuniens hergestellt. Die ursprünglich nur gekrümmte Schneckenganganlage rollt sich im Mesenchym in immer enger werdenden Spiraltouren zur Schnecke auf. Hand in Hand mit diesen Veränderungen differenzirt sich auch das Epithel des Gehörbläschens in eine aus flachen oder cubischen Zellen bestehende, die halbcirkelförmigen Canäle, den Sacculus, den Utriculus, den Labyrinthanhang

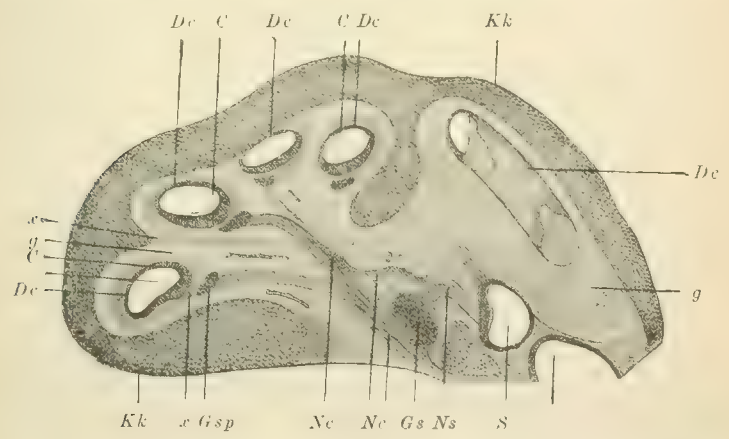


Fig. 99. Durchschnitt durch die Schnecke eines 7 *cm* langen Schafembryos. Vergrosserung 39. Nach Böttcher. Aus O. Hertwig's Entwicklungsgeschichte. *Kk* Knorpelkapsel der Schnecke; *S* Sacculus mit dem hinzutretenden Nerven (*Ns*) *Gs* das mit dem Schneckennerven (*Nc*) in Verbindung stehende Ganglion, aus welchem Nervenfasern *Ns* für den Sacculus entspringen; *Gsp* Ganglion spirale; *Dc* Ductus cochlearis; *C* Corti'sches Organ desselben; *g* Gallertgewebe in der Umgebung des Ductus cochlearis; *x* dichtere Bindegewebsschichten.

und die Schnecke überziehende Epitheltapete, während andere als Neuroepithelien, als die Hörzellen, sich zu cylindrischen oder spindeligen Formen verlängern, am freien Ende die Hörhaare treiben und mit diesen in die Endolymphe hineinragen. Durch die Gliederung des Hörbläschens in verschiedene Abschnitte wird auch das Hörepithel in seine einzelnen Abschnitte zerlegt, zu denen der Hörnerv hinzieht.

Man hat das Hörepithel der Macula acustica im Sacculus und utriculus, das der Crista acustica der Ampullen sowie der halbzirkelförmigen Canäle und endlich das besonders complicirt angeordnete im Schneckengang zu unterscheiden, wo es zu einem spiraligen Bande auswächst und Cortisches Organ heisst.

Durch diese Sonderung des Hörepithels wird auch der mit ihm verbundene Hörnerv in einzelne Zweige (N. vestibuli, zu den maculae, und cristae und den N. cochlearis) zerlegt. Mit der Verlängerung des Schneckenganges wächst das Ganglion cochleare ebenfalls zu einer dünnen Ganglienzellenschicht aus, die als Ganglion spirale bis zum blinden Ende des Ganges reicht. Auch die Nervenfasern des Hörnerven sollen von den Ganglien aus centralwärts auswachsen.

Das vom Hornblatt abgeschnürte Hörbläschen ist in ein weiches Mesenchym eingebettet, welches sich allmählich in drei Schichten sondert, nämlich in eine die Epitheltapete dicht umhüllende, dünne gefässhaltige Bindegewebslamelle, die mit derselben das häutige Labyrinth bildet, und in ein Gallertgewebe, durch dessen spätere Resorption die perilymphatischen Räume und an der Schnecke die Treppe des Vorhofs und der Pauke entstehen. Die peripherste Lage endlich bildet eine Knorpelhülse, durch deren Verknöcherung das knöcherne Labyrinth gebildet wird (Fig. 100).

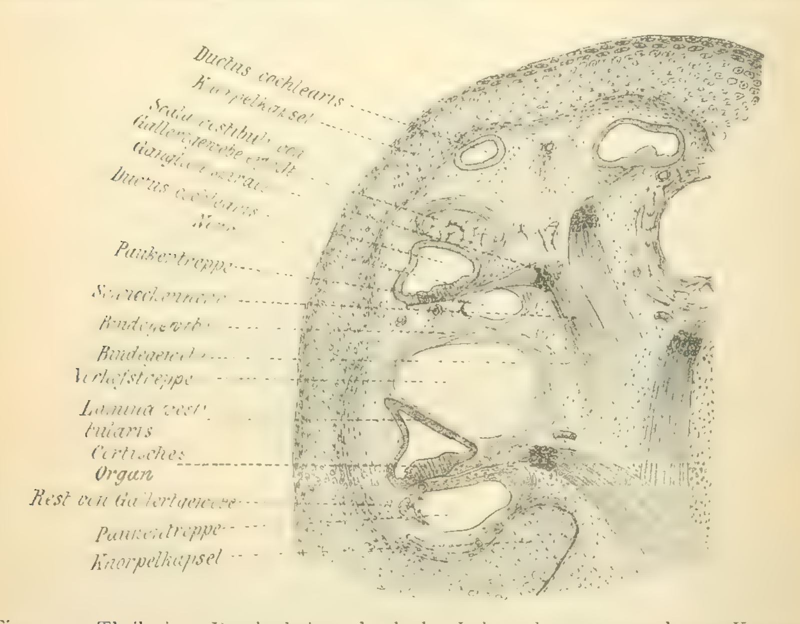


Fig. 100. Theil eines Durchschnittes durch das Labyrinth eines 9 *cm* langen Katzenembryo. Nach Böttcher. Schwache Vergrösserung.

Das Mittelohr entwickelt sich aus dem sich schliessenden dorsalen Theil der ersten Visceralfurche und ihrer Umgebung. In die Verschlussmembran wächst zwischen die beiden sie bildenden ectoblastischen und entoblastischen Epithelschichten auch noch eine Bindegewebsplatte ein. So entsteht das zuerst sehr dicke, später sich verdünnende und durchscheinende Trommelfell, an dessen Ausbildung aber ausser der Verschlussmembran der ersten Visceralfurche noch

die angrenzenden Theile des 1. und 2. Visceralbogens betheiligt sind. Das die Paukenhöhle und Tuba (siehe weiter unten) ursprünglich ausfüllende Gallertgewebe schwindet bei den Raubthieren, den Wiederkäuern und dem Schweine erst nach der Geburt.

Von den zu beiden Seiten der Verschlussmembran bestehenden Buchten wird die mediale, rachenwarts gelegene, oder der Sulcus tubotympanicus zum Mittelohr. Sie treibt nämlich eine dorsolateral und rückwarts gerichtete Ausstulpung, die sich zwischen Labyrinth und die Verschlussstelle der ersten Schlundspalte als flacher Hohlraum einschiebt, der als Paukenhohle von dem röhrigen Rest des Sulcus tympanicus oder der Ohrtrompete scharf unterschieden werden kann.

Die Bildung der Gehörknochelchen wird bei der Bildung des Visceralsceletes des Schädels beschrieben werden.

Die nachträglich in der Paukenhöhle liegenden Organe (Gehörknöchel, Chorda tympani) liegen ursprunglich über und hinter der Paukenhöhle ausserhalb des Trommelfells und werden erst später in dasselbe eingestülpt. Die Cellulae mastoideae erhalten erst nach der Geburt durch Gewebsresorption ihre volle Ausbildung. Die Membran des runden Fensters ist eine unverknorpelte und bindegewebig gebliebene Stelle.

Die erste Anlage des äusseren Ohres geschieht in Gestalt eines Systems von Höckern im Bereiche des ersten und zweiten Visceralbogens an der Aussenseite der ersten Visceralfurche und zwar an deren ventralem Umfange. Siehe die Fig. 65, 66, 67 und 74.

Erst im weiteren Verlaufe der Entwicklung rückt die Anlage des äusseren Ohres durch das stärkere Wachsthum der medianen Verbindungsstücke der beiden ersten Visceralbogen dorsalwarts an seine definitive Stelle ungefähr in der Mitte der ersten Visceralfurche.

Der Ort der Entstehung erklärt die als Hemmungsbildung mit Fehlen des Unterkiefers (Agnathie) und vielfach auch die Mundoffnung (Astomie) gepaarte namentlich bei Schweinen und Schafen bekannte Synotie, bei welcher die Ohröffnungen nahe der Medianlinie ventral hinter dem Gesichte sich finden.

Die Ohrmuschel entsteht durch höckerige Oberflächenerhebung in der Umgebung der zur Bildung des äusseren Gehörganges führenden Vertiefung. Ganz zuletzt entsteht die anfänglich nach vorne umgeklappte Ohrschaufel, Figg. 68 und 76, deren Spitze sich erst später erhebt und zu der für die betreffenden Typen characteristischen längeren (Hund, Hufthiere) oder kürzeren (Katze) Form auswächst und ihr knorpeliges Stützgerüst erhält.

Der äussere Gehörgang ist beim Embryo durch einen Epithelpfropf verschlossen.

Die Ohrenschmalzdrüsen entstehen nach dem Typus der Knäueldrüsen der Haut.

Ueber die Entstehung des caudalen Theiles des Urnierenganges und der aus ihm sich bildenden bleibenden Niere und des Harnleiters siehe unter: Organe des Mesoblasts beim Harngeschlechtsapparat.

B. Organe und Systeme des Entoblasts.

XI. Kapitel: Darmcanal und Anhangsorgane.

1. Darmcanal.

Die Anlage des Verdauungscanals ist bereits (S. 354 u. 356) bis dahin verfolgt worden, wo derselbe als ein überall ziemlich gleichweites annähernd gerades Rohr den Körper durchzieht (Fig. 60) und durch einen breiten, zwischen den beiden Urnieren gelegenen Mesenchymstreifen, die Gekrösplatte, an die dorsale Rumpfwand angeheftet wird.

Etwa in seiner Mitte communiciert dieser primitive Darm durch den Nabelblasengang mit der Nabelblasenhöhle, an seinem Caudalende dagegen durch die Allantoiswurzel mit der Allantoishöhle.

Mund und Afteröffnung brechen erst nachträglich in den anfänglich

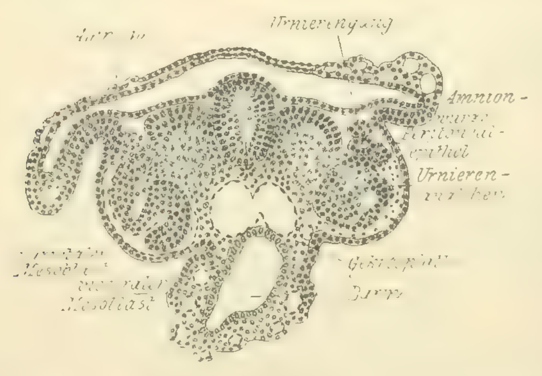


Fig. 101. Querschnitt durch einen Schafembryo mit 14 Segmentpaaren von 16 Tagen und 22 Stunden (durch die Mitte des segmentirten Körpergebietes). Vergr. $^{90}/_{1}$.

an seinen beiden Enden blind geschlossenen Darm durch, indem der Grund der Mundbucht und der After- oder Cloakengrube, die beide durch eine Einstülpung des Hornblattes gebildet werden, einreisst. Die Schleimhauttapete der Mundhöhle und des Afters ist somit ectoblastischer Herkunft.

Mundhöhle und Afterhöhle werden auch als Mund- und Afterdarm bezeichnet. Ersterer weicht bis zu den Arcus glossopalatini, letzterer bildet den äussersten Theil der Cloake oder die anfänglich gemeinsame Mündung des Darm- und Harngeschlechtsystems, später das durch cutane Beschaffenheit seiner Schleimhaut ausgezeichnete Endstück des Mastdarmes und den After.

Der primitive Darm besteht, abgesehen von dem seine Innenfläche überziehenden Epithel (Darmentoblast), aus einer Wand von visceralem Mesoblast, der sich

1. in die Mucosa, Submucosa und Muscularis mucosae,

2. in die Muskelwand oder Muscularis des Darmes und seiner Anhänge und
3. in die Serosa des Darmes und seiner Anhänge differenzirt.

Die oberflächliche Bindegewebslage der Leibeshöhle wird zur Serosa der letzteren.

Mit dem Verschlusse des Leibesnabels sinkt der Darm tiefer in die Leibeshöhle ein und hängt, da sich gleichzeitig die Gekrösplatte im dorsoventralen Durchmesser verlängert und zum Gekrose auswächst, durch letzteres an der dorsalen Wand der Leibeshöhle (Fig. 45). Unter der

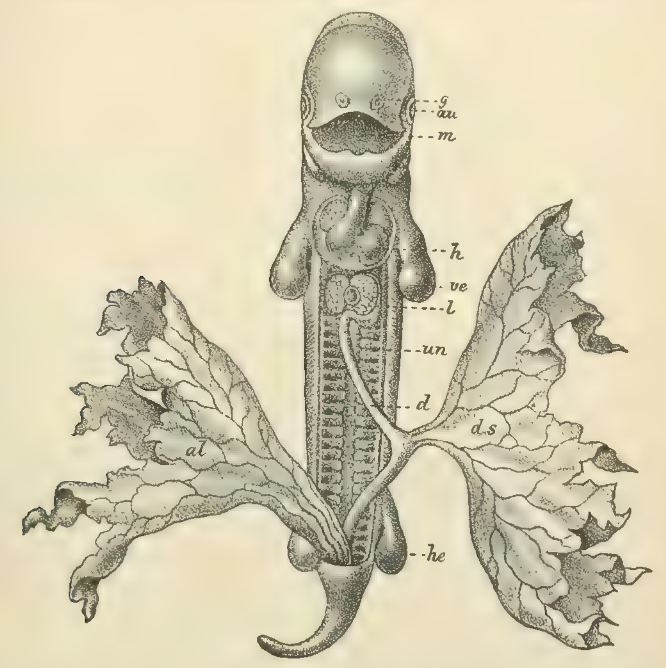


Fig. 102. Hundeembryo von 25 Tagen. Vergrösserung $^5/_1$ etwas gestreckt und in Bauchansicht nach v. Bischoff.

d Darmrohr; *ds* Dottersack oder Nabelblase; *al* Allantois; *un* Urniere; *l* die beiden die Lichtung der abgeschnittenen Vena omphalomesenterica umgreifenden Leberlappen; *ve* und *he* vordere und hintere Extremität; *h* Herz; *au* Auge; *g* Geruchsgrübchen; *m* Mund.

Das Darmgekröse ist nicht eingezeichnet.

Chorda enthält der Gekrösansatz die Aorta und besteht nun aus einer die Darmgefässe enthaltenden Bindegewebsplatte, deren beide oberflächliche Lagen sich in Bauchfell umwandeln. Erst mit vollendeter Entwickelung des Zwerchfells wird die Leibeshöhle in eine Brust- und Bauchhöhle und damit auch in deren seröse Auskleidung, das Brust- und Bauchfell geschieden. Die serösen Tapeten der Brust- und Bauchhöhle entstehen also wie der seröse Ueberzug des Darmes und seiner Anhänge in loco auf der Oberfläche der betreffenden Gebilde.

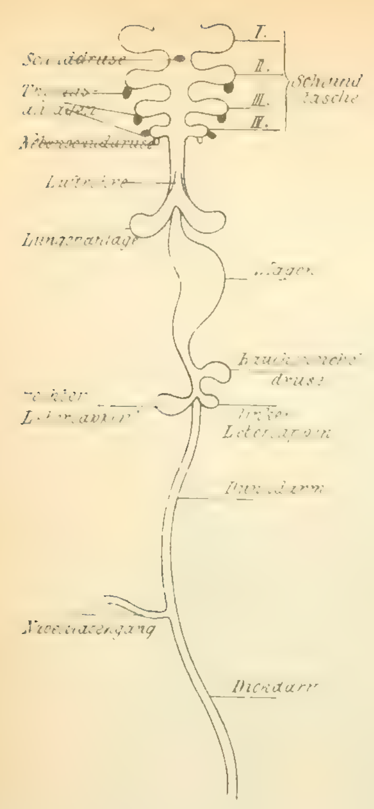


Fig. 103. Schema des Darmes und seiner Anhangsorgane.

Nur im Bereiche des Kopfes und Afters, in welchem die Cölombildung und mit ihr die Spaltung des Mesenchyms in parietalen und visceralen Mesoblast ausbleibt, ist die Wand des Mund- und Afterdarmes in direktem Zusammenhang mit ihrer Umgebung geblieben.

Am fertigen Organismus wird der ganze Verdauungscanal, abgesehen vom Mund- und Afterdarm, eingetheilt: in den Vorderdarm, den Mitteldarm und den Hinterdarm, eine Eintheilung, die auch bei der Schilderung der weiteren Entwicklung des primitiven Darmes zu berücksichtigen ist.

Aus dem Vorderdarm entstehen: der Rachen, die Speiseröhre, der einfache oder zusammengesetzte Magen, nebst dem bis zur Bildungsstelle der Leber oder der Mündung des Gallenganges reichenden Stücke des Duodenums (Fig. 103).

Die Verbreitung des Nervus vagus im Bereiche des Vorderdarmes deutet darauf hin, dass diese ganze Darmstrecke sich aus einem ursprünglich im Bereiche des Kopfes gelegenen Darmabschnitt (ausschliesslich den Munddarm) hervorgebildet hat.

Zum Rachen oder Schlunddarm (Pharynx) wird der Theil des Vorderdarmes, welcher an den Seitenwänden die Schlundtaschen, an seiner ventralen Wand das Herz trägt (s. Figg. 48 u. 94) und, anfänglich fast ganz im Kopfe gelegen, zusammt der Mundhöhle auch Kopfdarm heisst. Seine auf Querschnitten breite und dorsoventral comprimirte Lichtung (s. Figg 93 u. 94) besitzt mit Ausnahme der Stellen, wo er an die Pleuropericardialhöhle grenzt und von visceralem Mesoblast umscheidet wird, keine besondere Mesoblasthülle, sondern sein Epithel liegt hier der Chorda, dem Mesenchym des Kopfes und der Visceralbogen, sowie theilweise auch den in letzteren verlaufenden Aortenbögen unmittelbar an (s. Figg. 93 u. 94). Erst durch Abspaltung einer Mesenchymlage an der dorsalen Schlundwand und Vorwachsen derselben gegen die Medianlinie erhält er später eine eigene Wand.

Die Speiseröhre nebst der spindelförmigen Magenanlage bleibt anfänglich äusserst kurz und wächst erst mit der Streckung des Embryo und der Ausbildung des Halses, sowie der Brustorgane (Herz und

Lungen) in die Länge. Die Speiseröhre besitzt anfänglich ebensowenig wie der Pharynx eine eigene Wand und erhält dieselbe nachträglich in der für diesen angegebenen Weise. Die Lichtung der Speiseröhre ist in gewissen Entwicklungsstadien durch Epithel verstopft und wird erst nach dessen Lösung durchgängig. Der auf den Magen folgende Theil des Vorderdarmes wird nachträglich durch die ringförmige Pylorusklappe vom Magen, dann erst nach Anlage der Leber und ihres Ausführungsganges vom Mitteldarm abgrenzbar.

Die Anhangsorgane des Vorderdarmes (Thymusdrüse, Schilddrüse, Kehlkopf, Luftröhre, Lunge) werden bei Schilderung der Anhangsorgane des ganzen Darmes besprochen werden.

Mittel- und Hinterdarm.

Mitteldarm und Hinterdarm sind anfänglich nicht als gesonderte Darmtheile voneinander abgrenzbar, sondern bilden noch einen einheitlichen Darmabschnitt, dessen Gliederung sich folgendermassen vollzieht.

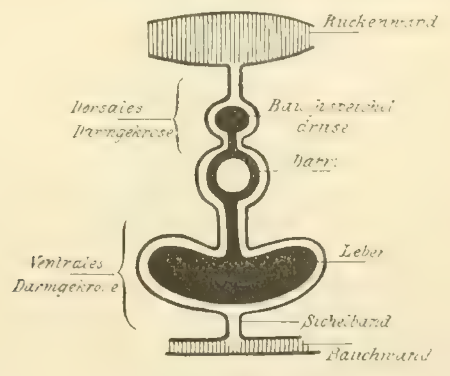


Fig. 104. Schema des Darmquerschnittes in der Lebergegend zur Zeit der ersten Anlage der Leber.

Abgesehen vom Mund- und Schlunddarm hängt die ganze aus der Speiseröhre, dem leicht spindelförmig aufgetriebenen Magen und dem noch fast gerade verlaufenden, auf ihn folgenden Darmstücke bestehende Darmanlage an dem von der Wirbelsäule entspringenden dorsalen Gekröse, dem Mesenterium dorsale. Ausserdem ist die vom Beginn der Speiseröhre bis zum Ende des Duodenums reichende Darmstrecke noch durch ein ventrales Gekröse (siehe Fig. 104) an der ventralen Bauchwand befestigt.

Diese bei niederen Wirbelthieren Zeitlebens bestehenden Verhältnisse ändern sich bei den höheren Wirbelthieren zunächst dadurch, dass der rasch in die Länge wachsende, caudal vom Magen gelegene Darmabschnitt, um in der Leibeshöhle Platz zu finden, eine Schlinge bilden muss, die bei allen Säugethieren im Wesentlichen in gleicher Weise auftretende primitive Darmschlinge (Fig. 105).

In diesem Stadium senkt sich also der Oesophagus in den er-

weiterten aber noch ziemlich spindelförmigen, mit seiner Längsachse parallel der Wirbelsäule gestellten Magen ein. Dieser ist durch ein eigenes dorsales Gekröse, das Mesogastrium dorsale, an der Wirbelsäule befestigt. In diesem entsteht die Milz.

Die dorsale, sehr bald blindsackförmig ausgebuchtete, Wand des Magens entspricht der grossen, die ventrale durch die inzwischen entstandene Leber etwas eingedrückte Wand der kleinen Curvatur. Am Pylorus biegt das Duodenum in scharfer Knickung dorsal um bis zur Wirbelsäule, an welcher es durch eine relativ kurz bleibende Strecke des Gekröses, das Zwölffingerdarmgekröse, angeheftet wird, und entfernt sich dann von derselben in ventraler Richtung, um mit dem noch übrigen Darmabschnitt die aus zwei parallelen, dicht nebeneinander verlaufenden und durch ein kurzes Gekröse verbundenen Schenkeln bestehende

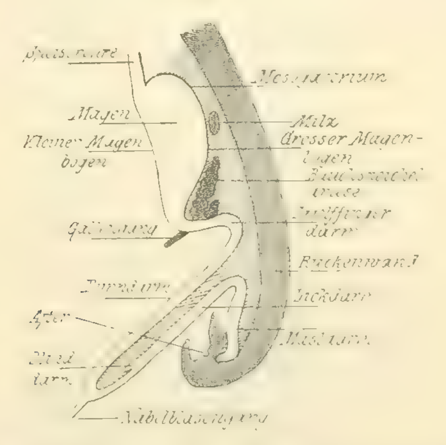


Fig. 105. Schematische Seitenansicht eines Säugethierembryos mit primitiver Darmschlinge. Die Bauchdecken sind nicht gezeichnet. Etwas vergrössert. Mit einigen Abänderungen nach Toldt.

primitive Darmschlinge zu bilden. An derselben unterscheidet man einen ventralwärts verlaufenden absteigenden oder Dünndarmschenkel und einen dorsalwärts verlaufenden aufsteigenden Schenkel. Am Schlingenscheitel biegen beide Schenkel ineinander um, und an dieser Stelle verbindet der Nabelblasenstiel die Darmschlinge mit der Nabelblase. Der Schlingenscheitel liegt vom Amnion überzogen in der Nabelöffnung der Bauchwand, tritt in späteren Stadien sogar in Gestalt einer Spiralschleife wechselnd weit in den Nabelstrang herein und bildet so einen zeitweiligen physiologischen Nabel-, resp. Nabelschnurbruch (siehe Fig. 190).

Nach Verödung und Rückbildung des Nabelblasenstiels können sich ausnahmsweise blindsackförmige Spuren von dessen Insertionsstelle am Darme erhalten und bedingen dann die als Meckel'sches Divertikel bekannte Ausbuchtung am Hüftdarme.

Der aufsteigende Schlingenschenkel ist anfänglich in ganzer Länge gleich weit, zeigt aber bald in der Nähe des Schlingenscheitels eine kleine Knospe, die Anlage des Blinddarmes (Fig. 105 u. 106). Die später hier befindliche Ileocöcalklappe markirt dann deutlich die Grenze zwischen Mittel- und Hinterdarm oder, wie man nun auch sagen kann, zwischen Dünn- und Dickdarm. Das caudal von besagter Klappe gelegene Darmstück wird weiter als der Dünndarm und sondert sich in **Blinddarm, Grimmdarm und Mastdarm.**

Die bleibenden Lageverhältnisse des Darmes werden veranlasst: 1. durch Drehungen des Magens, 2. durch spiralige Aufrollungen des Darmes und 3. durch nachträgliche Verklebungen und Verwachsungen ursprünglich getrennter, einander zugekehrter Gekrösflächen.

Diese Verhältnisse müssen für die einzelnen Typen gesondert be-

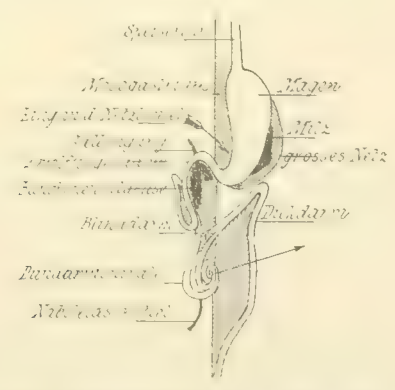


Fig. 106. Darmcanal eines Katzenembryos von 2,7 *cm* Länge. Vergrösserung ca. 4/1. **Der aufsteigende Schleifenschenkel ist etwas nach rechts gezogen.**

sprochen werden und zwar zunächst die Drehungen des Magens **und die Netzbildung.**

a) Thiere mit einfachen Mägen: Fleischfresser, Pferd, Schwein. Obgleich der Magen des Pferdes und Schweines wegen seines verschiedenen Epithelbelags den Uebergang zu den zusammengesetzten Mägen bildet, und dieser Umstand auch äusserlich durch Falten- und Taschenbildungen schon mehr oder weniger deutlich sich ausspricht, muss derselbe doch hier abgehandelt werden, weil die genannten Processe bei allen drei Thierformen im Wesentlichen in derselben Weise verlaufen.

Der Magen gelangt durch eine zweifache Drehung aus seiner anfänglichen Sagittalstellung in seine definitive Lage. Durch die erste Drehung stellt er sich zuerst in eine schräge, dann mehr quere Lage zur Wirbelsäule, wobei seine Cardia aus der medianen Lage nach links und etwas caudal, der Pylorus dagegen nach rechts und cranial verschoben wird. Gleichzeitig kommt durch eine zweite Drehung der kleine Bogen cranial, der grosse caudalwärts, die linke Magenfläche

ventral, die rechte dorsal zu liegen. Auch das cardiale Speiseröhrenende erfährt eine gleichsinnige Drehung um seine Längsachse, durch welche sein linker Rand ventral, sein rechter dorsal zu liegen kommt; durch diese Drehung wird auch der rechte Nervus vagus gezwungen, dorsal, der linke ventral vom Oesophagus das Zwerchfell zu passiren.

Durch diese Lageveranderung des Magens wird das anfänglich kurze dorsale Magengekröse, das der Drehung des grossen Bogens, an welchem es sich anheftet, folgen muss, taschenartig ausgezogen und zum grossen Netz. Zwischen seiner Insertion an der dorsalen Rumpfwand und der dorsalen Magenflache befindet sich eine von rechts über dem kleinen Magenbogen her in der Richtung des oberen Pfeiles zugängliche Tasche, der primitive Netzbeutel (Fig 104). Durch das nachträgliche beckenwärts gerichtete Auswachsen der Netzbeutelwände nimmt die Geräumigkeit des Netzbeutels zu. Durch die Volumenzunahme der in-

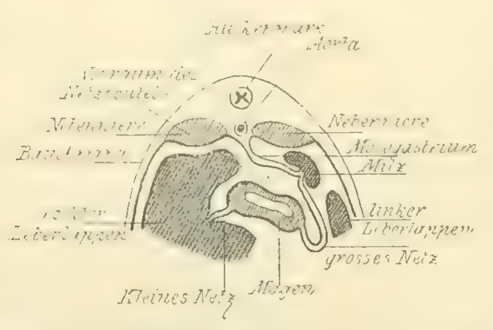


Fig. 107. Schematischer Querschnitt durch den Rumpf eines Säugethierembryos in der Hohe des Magens um die Bildung des Netzbeutels zu zeigen. Nach Toldt. × Eingang in den Netzbeutel.

zwischen im ventralen Magengekröse (siehe »Leber«) entstandenen Leber (Fig. 104) wird das ventrale Magengekröse nach rechts und vorne verlagert und zum kleinen Netz (Leber-Magen und Leber-Zwölffingerdarmband) (Fig. 107). Der Netzbeutel öffnet sich jetzt nicht mehr rechts über dem kleinen Magenbogen in die Bauchhöhle, wie in Fig. 106, sondern bei × in Fig. 107 in den dorsal vom kleinen Netze und caudal von der Leber gelegenen Vorraum des Netzbeutels (Atrium bursae omentalis) in den man von der Bauchhöhle aus von rechts her durch das Winslow'sche Loch gelangt.

Bei den Fleischfressern besteht der Netzbeutel Zeitlebens; beim Pferde und Schweine verwachsen die seine Wand bildenden beiden Doppelplatten im caudalen Theile desselben in wechselnder Ausdehnung.

Dorsal vereinigt sich das grosse Netz mit dem Dickdarmgekröse. Beim Pferde verwächst die dorsale zur »rechten oberen Lage« des Colons verlaufende Netzbeutelwand mit diesem und dem Anfange des Mastdarmes.

Beim Fleischfresser liegen zuerst ab- und aufsteigender Schlingenschenkel der primitiven Darmschleife nebeneinander. Später aber bildet

der absteigende Schlingenschenkel einmal eine secundäre, dem Zwölffingerdarm zugehörige Schleife (Fig. 106) und zweitens rollt sich der am Nabel gelegene Theil der Schlinge (Schlingenscheitel) bei weiterem Längenwachsthum spiralig auf und tritt durch den Bauchnabel in den Nabelstrang aus. Er wird hier durch dessen dünne Wand sichtbar und bildet, wie oben erwähnt, einen zeitweilig bestehenden physiologischen Nabel-, resp. Nabelschnurbruch. Durch stärkeres Wachsthum rollt sich diese Spirale noch mehr zusammen, findet im Nabelstrang nicht mehr Platz und kehrt wieder in die Bauchhöhle zurück, in welcher sie nun in der Richtung des unteren Pfeiles in Fig. 106 sich nach rechts und ventral vom aufsteigenden Schenkel der primitiven Darmschlinge (Dickdarmschenkel) herüberschiebt und sich unter Auflösung in die secundären Dünndarmschlingen unter beträchtlicher Verlängerung ihres Gekröses in ihre bleibende Lage zwischen dem einstweilen ausgewachsenen grossen Netz und Dickdarm begiebt. Jetzt wird sie als Leer- und Hüftdarm bezeichnet. Inzwischen ist auch der Blinddarm weiter ausgebildet und in der für die Fleischfresser characteristischen Weise spiralig aufgerollt worden.

b) Bei Thieren mit zusammengesetzten Mägen (Wiederkäuern) entstehen die einzelnen, zuerst am Epithelrohr und, wegen der verdickten Darmwand, erst später auch äusserlich deutlichen Magenabtheilungen schon sehr früh (beim Schafe zwischen 28. bis 30. Tage) als in einer Achse hintereinandergelegene Ausbuchtungen der Speiseröhre (Fig. 109), gegen welche nur der Labmagen sehr bald eine der Querlage der einfachen Mägen gleichwerthige Querstellung eingeht.

Der als einfache dorsale und kopfwärts gerichtete Ausbuchtung angelegte Pansen theilt sich durch eine Furche in seine beiden Blindsäcke, dreht sich dann ebenfalls nach links und buchtet sich nach vorne vom Oesophagus aus, bis ihm die Leber und das inzwischen entwickelte Zwerchfell Widerstand leisten. Nun schlägt er sich ventral- und caudalwärts um (Fig. 110), wächst unter dem Oesophagus nach hinten und füllt allmählich die ganze linke Region der Bauchhöhle aus. Durch diese Vorgänge werden die anfänglich hinter dem Pansen gelegenen Magenabtheilungen. Haube, Buch und Labmagen, da sie direct oder indirect mit der Eintrittsstelle der Speiseröhre in den Pansen zusammenhängen und diese sich nicht vom Zwerchfell entfernen kann, scheinbar nach vorne verschoben und kommen zugleich aus ihrer axialen Stellung in die definitive Lage, in welcher der Pansen den linken Schenkel, die Haube den Bogen, das Buch und der Labmagen den rechten Schenkel eines nach hinten und links offenen Hufeisens bilden (Fig. 111). Durch stetige Grössenzunahme bis zur Geburt erreicht der Labmagen bedeutend grösseren Umfang als der Pansen. Erst beim Uebergang von der Milchnahrung zum Pflanzenfutter kehrt sich dieses Verhältniss zu Gunsten des Pansens um.

Durch diese Drehungen wird die Netzbildung in einer im Principe ähnlichen Weise wie bei den Thieren mit einfachem Magen bedingt. Eine Abweichung besteht darin, dass zunächst nur der Labmagen eine

Querstellung eingeht, die Vormägen aber während der Drehung ihrer Dorsalseite nach links und ventralwärts noch axial hintereinander liegen bleiben und sich erst später in der besprochenen Weise krümmen. Durch die Wendung nach links haben sich die gesammten Mägen in das dorsale Magengekröse eingewickelt und den primitiven Netzbeutel gebildet, aus welchem sich der Pansen erst durch sein ventrales Umklappen nach hinten wieder theilweise herausschiebt. Das freie Netz entsteht durch selbstständige Wucherung und legt sich als leerer Sack vom linken Rande des Zwölffingerdarmes über die rechte Seite der durch den Pansen nach rechts verdrängten Därme, ohne einstweilen mit denselben zu verwachsen. Erst später findet eine Verbindung desselben mit dem Colon und dem Mastdarm durch einfache Verlöthung statt.

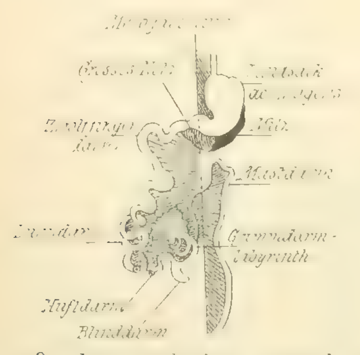


Fig. 108. Darmcanal eines 10 *cm* langen Schweineembryos. Natürliche Grösse. Die excentrischen inneren Windungen des Grimmdarmlabyrinthes sind vom Mesocolon verdeckt.



Fig. 109. Schema der Anlage der zusammengesetzten Mägen der Wiederkäuer. Nach P. Martin.

Die Bildung der primitiven Darmschlinge, sowie die Bildung der im Nabelstrang gelegenen Spirale geschieht wie beim Fleischfresser, doch fällt der Dickdarm oder aufsteigende Schenkel der primitiven Darmschleife durch seinen geringeren Querschnitt gegen den Dünndarm oder absteigenden Schenkel auf, ein Verhältniss, das bei allen Hufthieren relativ lange Zeit besteht. Bei den Artiodactylen wird der Scheitel der primitiven Darmschlinge durch Rückbildung des Nabelblasenstieles sehr bald frei.

Die spätere bedeutende Länge des Dünndarmes deutet sich früh durch zahlreiche secundäre Schlingen an, die bei Pferd und Schwein scheinbar regellos angeordnet die Bauchhöhle erfüllen, während sie beim Wiederkäuer durch die Grösse der Mägen sehr bald zu flacher Anordnung in Gestalt der späteren Darmscheibe zwischen den Mägen und der rechten Bauchwand gezwungen werden.

Der Anstoss zur Bildung der riesigen Grimmdarmschlinge

des Pferdes und des verwickelt angeordneten »Grimmdarmlabyrinthes« bei den Artiodactylen geschieht auf sehr einfache Weise.

Die Grimmdarmschlinge des Pferdes legt sich in Gestalt einer kleinen, dicht neben dem ebenfalls noch sehr unscheinbaren Blinddarm gelegenen, gleichschenkeligen Schleife, der primitiven Grimmdarmschleife, an, deren beide Schenkel durch ein kurzes Gekröse (Mesocolon) verbunden sind und bleiben. Der Scheitel der schwach Sförmig gebogenen Schleife bleibt wie deren Schenkel frei und sieht zunächst (Embryo von 10 *cm* Scheitelsteisslänge), ebenso wie die Blinddarmspitze, beckenwärts. Der linke aufsteigende Schleifenschenkel geht in den Mastdarm über. Erst nach beträchtlichem Wachsthum in die Länge und die Weite wendet sich die Blinddarmspitze cranial und legt sich zwischen die unteren Lagen des inzwischen ebenfalls beträchtlich in die Länge gewachsenen Grimmdarmes, der jetzt die bekannte,

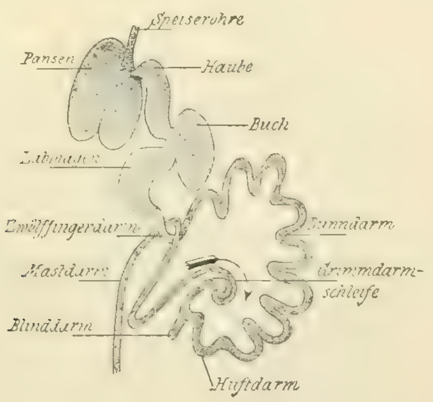


Fig. 110. Schema der weiteren Gliederung der Vormägen und der Anlage des Grimmdarmlabyrinthes der Wiederkäuer. Nach P. Martin.

zusammengebogene Schlinge bildet, welche mit Ausnahme ihres Ursprungsstückes am Blinddarm und ihres Uebergangs in den Mastdarm frei beweglich in der Bauchhöhle liegt (secundäre Grimmdarmschlinge).

Bei den Artiodactylen wird ebenfalls eine primitive Grimmdarmschlinge gebildet, deren weitere Ausbildung beim Schweine und den Wiederkäuern etwas abweicht.

Beim Schweine, welches primitive Verhältnisse dauernd beibehalt, rollt sich die Schleife spiralig um eine ideale Achse auf und bildet dadurch das aus $3^1/_2$ concentrischen äusseren und $3^1/_2$ excentrischen inneren Windungen bestehende, von den Dünndarmen umgebene später bienenkorbähnliche Grimmdarmlabyrinth (Fig. 108).

Bei den Wiederkäuern setzt derselbe Process in gleicher Weise ein (siehe Fig. 110 und 111) und führt beim Rinde zur Bildung von $1^1/_2$—2, beim Schafe und der Ziege von 3 Windungen. Durch die

grosse Ausdehnung der Mägen wird aber diese Spirale sehr bald abgeflacht, ihre Windungen kommen in eine Ebene zu liegen und werden vom Mesenterium des Dünndarmes, der die Spirale halskrausenartig umgiebt, bedeckt. Schliesslich verlöthet und verwächst das flache Grimmdarmlabyrinth der Wiederkäuer völlig mit dem sie deckenden Mesenterium des Dünndarmes, womit dann die bleibenden Verhältnisse gegeben sind.

Die gesammten Variationen in Lage und Anordnung der Gedärme erweisen sich als das Product von Vererbung und functioneller Anpassung des wachsenden Darmes an den ihm in der Bauchhöhle von anderen Organen gelassenen Platz.

Bezüglich des Afterdarms siehe Harngeschlechtsapparat, speciell Cloakenbildung.

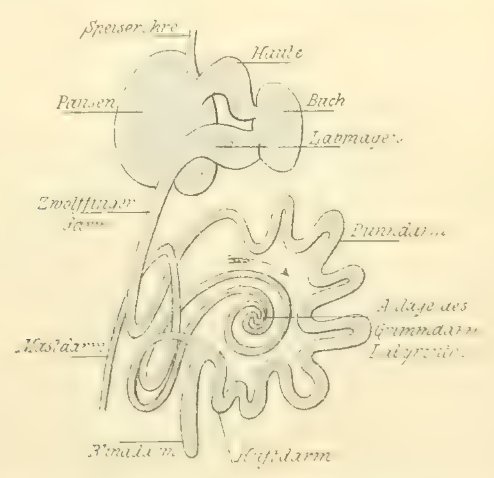


Fig. 111. Schema der Gliederung der Wiederkäuermägen und der Anlage des Grimmdarmlabyrinthes. Nach P. Martin.

Die Bildung der Poschen oder Haustra am Dickdarme des Pferdes und Blinddarme des Schweines wird dadurch bedingt, dass die rascher als die äussere, anfänglich continuirliche, Längsmuskelschichte wachsende circuläre Faserschichte die Längsfasern in Gestalt der Tänien auseinanderdrängt und sich zwischen diesen bauchig ausbuchtet.

Alle Falten- und Zottenbildungen, sowie die Papillenbildungen im Darmrohre entstehen als Schleimhautwucherungen.

Die glatte Schleimhaut ist anfänglich in allen Magenabtheilungen von gleicher Beschaffenheit und unterscheidet sich in nichts von der Darmschleimhaut. Die Papillenbildung im Pansen wird dann durch parallele Epithelleisten von circulärem Verlaufe eingeleitet, deren Kanten sich in die Papillen auflösen. Aehnliche, aber sich kreuzende Schleimhautsysteme führen in der Haube zur Bildung der bekannten polygonalen Nischen ihrer Schleimhaut. Von den Blättern des Buches treten die grossen Blätter zuerst, dann die mittleren und zuletzt die

kleinsten auf. Das Epithel des Buches zeichnet sich vor dem des Pansens und der Haube durch seine regelmässige Schichtung aus. Pansen und Haube stehen physiologisch und entwicklungsgeschichtlich einander näher als dem Buch. Die Spiralfalten des Labmagens sind schon beim Schafembryo von 8 *cm* sehr deutlich.

Die spätere Differenzirung des Epithels in den zusammengesetzten Mägen in geschichtetes Plattenepithel (linke Magenhälfte des Pferdes; Cardialportion des Schweines; Pansen, Haube und Buch der Wiederkäuer) und das einfache Cylinderepithel des Labmagens und Darmes beruht auf einer secundären, durch physiologische Gründe bedingten Differenzirung, und darf die Grenze zwischen beiden Epithelarten nicht, wie es mitunter geschieht, als Grenze zwischen Vorder- und Mitteldarm angesprochen werden.

Die Drüsen des Labmagens, sowie die Lieberkühn'schen Crypten, entstehen als cylindrische Schleimhautausbuchtungen. Die Brunner'schen Drüsen legen sich als Schläuche an, die sich durch Sprossenbildung verästeln.

Die einfachen und zusammengesetzten Lymphknoten des Darmcanals (Mandeln, solitäre Knötchen, Peyer'sche Platten, Gekrösknoten etc.) treten in Gestalt kleiner Anhäufungen von Rundzellen auf, die sich dichter häufen, allmählich schärfer gegen die Umgebung abgrenzen und sich nach Art der Lymphknoten (siehe Kap. XII) weiter entwickeln. Die ersten Anlagen derselben findet man meist an neugeborenen Thieren.

2. Anhangsorgane des Darmcanales.

Organe der Mundhöhle: Zunge, Speicheldrüsen, Hirnanhang, Zähne.

Die Zunge entsteht sehr früh (beim Wiederkäuer schon im Verlaufe der vierten Woche) aus bilateral symmetrischer Anlage und zwar aus einem vorderen, dem Unterkieferbogen zugehörigen, in Gestalt eines anscheinend unpaaren Höckers auftretenden Theiles, der rasch auswachsend die Zungenspitze bildet, während ein zweiter hinterer dorsal von der Verschlussstelle der distalen Enden des zweiten und dritten Visceralbogens gelegener, deutlich paariger Theil zum Zungengrund wird. Anfänglich sind beide Theile durch eine deutliche Furche mehr oder weniger von einander abgegrenzt, später verwischt sich diese Grenze. Der Körper und die Spitze übertreffen den Zungengrund bald beträchtlich an Grösse.

Die Zungenpapillen sind Cutispapillen gleichwerthig und entstehen ziemlich früh (beim Wiederkäuer etwa in der 6.—7. Woche).

Unter beträchtlicher Vergrösserung schiebt sich die Zunge aus der Mundhöhle heraus und wird erst später wieder in derselben geborgen. Ihre nachträgliche Gestalt wird nicht unwesentlich durch die Grösse der Zähne beeinflusst (flache Zungen der Raubthiere, dicke der Hufthiere). Der an der Unterfläche der Fleischfresserzunge befindliche fibrös musculöse, als Lyssa bekannte Strang bedarf sowohl in embryologischer als morphologischer Hinsicht noch aufklärender Untersuchung.

Von den Drüsen der Mundhöhle legen sich die Speicheldrüsen

nach Art der alveolären Drüsen und zwar (Schweineembryo von 21 *mm*) zuerst die Submaxillaris, dann die Carotis und zuletzt die Sublingualis an. Submaxillaris und Sublingualis entstehen in Gestalt einer mit dem Mundhöhlenepithel zusammenhängenden Leiste, von der Sprossen auswachsen, die nachträglich eine Lichtung bekommen. Die Drüsen der Zunge, der Backen und Lippen, sowie des Gaumens werden viel später als die Speicheldrüsen angelegt

Der Hirnanhang entsteht aus zweifacher Anlage:

1. aus einer Ausstülpung des Mundhöhlendaches und 2. aus einer hinter ihr gelegenen Ausstülpung des Zwischenhirns. Die epitheliale, blindsackförmige Ausstülpung der Mundhöhle, die Hypophysentasche (siehe Fig. 151) steht vorübergehend noch durch einen hohlen Stiel mit dem Mundhöhlenepithel in Verbindung, wird dann aber vollständig als allseitig geschlossene Epithelblase durch Verdickung der das Kopfskelet bildenden Mesenchymlage von ihrem Mutterboden abgeschnürt und liegt, nach deren Verknorpelung über der Schädelbasis an der Unterfläche des Zwischenhirns und an der Vorderfläche des

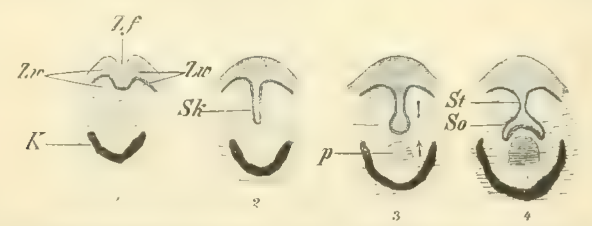


Fig. 112. Schematische Darstellung der ersten Vorgänge der Zahnentwicklung. Vier Querschnitte (Frontalschnitte) des embryonalen Unterkiefers. Epithel grau punktirt, Bindegewebe quer schraffirt.
1. Zf Zahnfurche, *Zw* Zahnwall, *k* Unterkieferknochen (schwarz). *2. Sk* Schmelzkeim. *3. p* Zahnpapille. *4. So* Schmelzorgan, *St* Stiel des Schmelzorganes. Nach Stöhr.

von hier ausgewachsenen Trichters. Hypophysenblase und Trichter bilden die beiden Lappen des fertigen Organes. Der vordere treibt schlauchförmige drüsenartige Bildungen in seine bindegewebige Umgebung hinein, während der hintere sich in ein spindelzelliges Gewebe umwandelt.

Die erste Anlage der Zähne beginnt sehr früh (bei Schweins- und Schafembryonen von ca. 3 *cm* Länge) als eine Wucherung des die Kieferränder bedeckenden Epithels, dessen Basalzellenschichte sich in Gestalt einer continuirlichen bogenförmigen platten Leiste in das Bindegewebe der Schleimhaut einsenkt und so die Schmelz- oder Zahnleiste bildet. Ueber derselben verdickt sich das Epithel auf den Kieferrändern zum Zahnwalle, auf welchem noch vorübergehend eine rinnenförmige, der Einsenkungsstelle der Schmelzleiste entsprechende Furche, die Zahnfurche, auffällt (Fig 112). Der Zusammenhang der Schmelzleiste mit der Basalzellenschichte des Kieferepithels erscheint auf Querschnitten eingeschnürt und wird als »Stiel« bezeichnet; der freie Rand derselben ist dagegen wulstig verdickt und wird bald durch eine der

Zahl der Milchzähne entsprechende, im Bindegewebe der Schleimhaut entstehende Menge von Papillen, den Zahnpapillen, glockenförmig von unten her eingestülpt. Die interpapillaren Strecken des Schmelzkeimes schwinden, und so zerfällt die Schmelzleiste in die Schmelzorgane der einzelnen Milchzähne. An jedem Schmelzorgan kann man jetzt die äussere, zum Theil der Papille aufsitzende, aus Cylinderzellen bestehende Schichte, die Schmelzzellen, und die übrigen peripheren Theile des Schmelzkeimes, welche in den Stiel übergehen, unterscheiden. Die zwischen diesen beiden Zellenschichten befindlichen, anfänglich platten und polygonalen Epithelzellen werden sternförmig und bilden, während Flüssigkeit zwischen ihnen auftritt, die gallertige Schmelzpulpa. Inzwischen hat sich das jede Zahnanlage umgebende Binde-



Fig. 113. Querschnitt durch die Zahnanlage vom Kalbsembryo mit dem Zahnwalle der wesentlich aus einer Verdickung des Epithels besteht. Nach v. Kölliker.

b tiefste Lagen des Epithels, *c* Rest des Schmelzkeimes mit dem Schmelzorgane *d*, *e*, *f* verbunden, *d* äussere Epithelschicht des Schmelzorganes, *d'* Epithelialsprossen desselben, *e* gallertiges Epithel des Schmelzorganes, *f* inneres Epithel des Schmelzorganes oder Schmelzmembran, welche den Schmelz bildet; *g* Zahnkeim, *h* erste Andeutung der festeren Bindegewebslage des Zahnsäckchens, *i* äusserste Theile der Schleimhaut, die zum Theil in die innere weiche Bindegewebsschichte des Zahnsäckchens sich umwandeln. Vergrosserung $^{23}/_{1}$.

gewebe zu einem Säckchen, dem Zahnsäckchen verdichtet (Fig. 113), welches das Schmelzorgan vom Stiele abschnürt und sich in eine innere lockere und äussere dichtere Lage sondert. Papille und Säckchen werden bald von Blutgefässen durchzogen. Der Zahn und zwar zuerst seine Krone, wird nun in der Weise gebildet, dass die Schmelzzellen auf der Papille sehr stark in die Länge wachsen, von der Peripherie aus verkalken und den Schmelz liefern. Der Schmelz ist somit versteinertes Epithel. Die übrigen peripheren Epithelzellen platten sich ab, verhornen und liefern das Schmelzoberhäutchen oder die Cuticula des Zahnes. Gleichzeitig geht die Schmelzpulpa allmählich zu Grunde.

Unter der so entstandenen, einen Theil der Zahnkrone bildenden Schmelzkappe entsteht das Zahnbein von der Papille her, indem deren oberflächlichste unter dem Schmelze gelegene Zellen zu den länglichen geschwänzten Odontoblasten sich umbilden, die nicht nur eine verkalkende Zwischensubstanz ausscheiden, sondern auch

peripher allmählich selbst verkalken, während sie sich axial als Zahnfasern erhalten. Auf diese Weise wird nicht nur das Dentin der Zahnkrone, sondern unter allmählicher Streckung der Papille auch das der Zahnwurzel gebildet.

Die Cementsubstanz des Zahnes wird von der inneren Lage des Zahnsäckchens auf dem Dentin abgelagert, während die äussere zum Periost der inzwischen durch die Verknöcherung der Kiefer gebildeten Alveolen wird.

Das Dentin ist somit modificirter Knochen, die Cementsubstanz ossificirtes Bindegewebe.

Diese für schmelzkappige, auf einfachen Papillen sitzenden Zähne, (die Schneidezähne, Eckzähne und den Prämolaren IV)[1], giltige

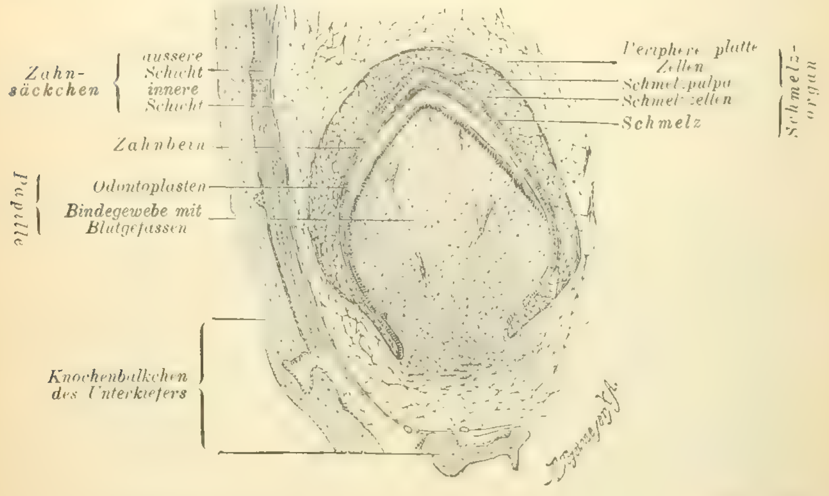


Fig. 114 Querschnitt des Unterkiefers eines neugeborenen Hundes. Vergr. 40/1. Nach Stöhr.
Das Zahnsäckchen ist nur an der linken Seite gezeichnet. Die Gewebe bindegewebiger Abkunft sind von der linken, die Gewebe epithelialer Abkunft von der rechten Seite her gezeichnet.

Entwicklungsart modificirt sich etwas für die auf getheilten Papillen entstehenden schmelzhöckerigen Zähne (Molaren), insofern bei ihnen auf jedem Papillenhöcker Schmelz- und Dentinscherbchen sich bilden, die erst durch nachträgliche Confluenz die Krone liefern, an deren Bildung sich dann die Bildung der mehrfachen Zahnwurzeln in derselben Weise wie bei den einwurzeligen Zähnen anschliesst.

Noch ehe die Anlage der Milchzähne beendet und dieselben durch das Zahnsäckchen von den Stielen der Schmelzorgane abgeschnürt sind, entsteht von diesen Stielen aus zungenwärts von der Anlage des Milchzahns eine Epithelsprosse, der secundäre Schmelzkeim oder die

1) Ich zähle die Prämolaren in nasaler Richtung. Prämolar *IV* ist somit der am weitesten nasal stehende Zahn dieser Art.

Anlage der Ersatzzähne, deren Bildung sich im Wesentlichen in derselben Weise, wie die des Milchzahnes, nur viel langsamer, vollzieht (Fig. 115).

Diese für die Entwicklung der schmelzkappigen oder schmelzhöckerigen Zähne giltige Darstellung erfährt einige Modificationen bezüglich der Bildung der schmelzfaltigen Zähne. Bei ihnen bleibt der Schmelzkeim nicht kappenformig, sondern schickt Falten, die zur Bildung der mehr oder weniger complicirt angeordneten Schmelzbleche führen, bis tief in die sehr grosse Papille herein, zerklüftet letztere dadurch und veranlasst sie ebenfalls zu einer faltigen Bildung des Dentins.

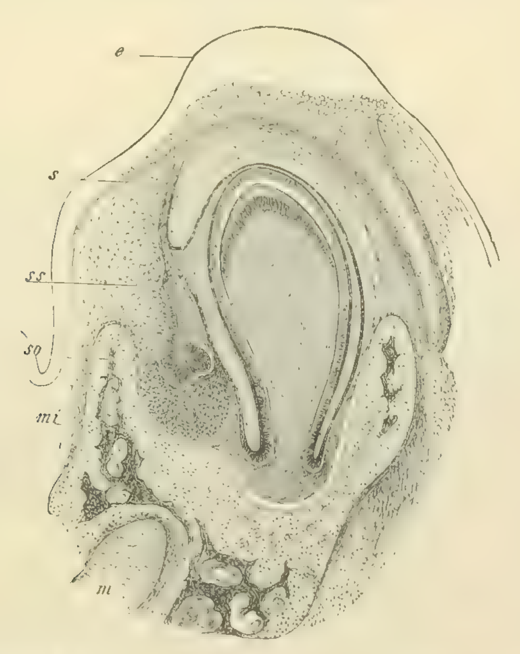


Fig. 115. Querschnitt durch den Unterkiefer und ein Milchzahnsäckchen des Embryo der Katze nach einem Präparate von Stieda. Aus v. Kölliker's Grundriss. Vergrosserung $^{40}/_{1}$.
e Epithelialwulst des Kieferrandes, *ss* secundärer Schmelzkeim mit *so*, dem secundären Schmelzorgane des bleibenden Zahnes als Wucherung von *s*, dem primären Schmelzkeime, *mi* Maxilla inferior, *m* Cartilago Meckelii.

Bei dieser Art von Zähnen kommt zu den uns schon bekannten Substanzen des Zahnes noch eine vierte, das in den eingestülpten Schmelzfalten vorhandene braune Osteocement, welches mit den Schmelzblechen die characteristischen halbmond- oder nierenförmigen Figuren auf der Kaufläche bildet und nach dem völligen Durchbruch der Zähne nicht mehr ernährt wird.

Es ist durch eine Verknöcherung eingestülpter Theile der inneren Lamelle des Zahnsackes, der Osteocementpulpa, entstanden und besass anfänglich eigene, mit den Gefässen des Zahnsackes zusammenhängende Blutgefässe. Fig. 116.

Durch die Bildung der Schmelzbleche erhält der Zahn ein Gerüstwerk, welches ihm bedeutend grössere Widerstandsfähigkeit gegen die Abnutzung beim Kauen verleiht.

Der durch seine fortschreitende Wurzelbildung sich stetig verlängernde Zahn durchbricht schliesslich die Kuppel des Zahnsäckchens und das Zahnfleisch. Erst nach dem Durchbruch wird die Bildung des Wurzel-Dentins und der die Wurzel umgebenden Cementhülle vollendet.

Bei den Wiederkäuern, denen bekanntlich im Okerkiefer die Schneide- und Eck-

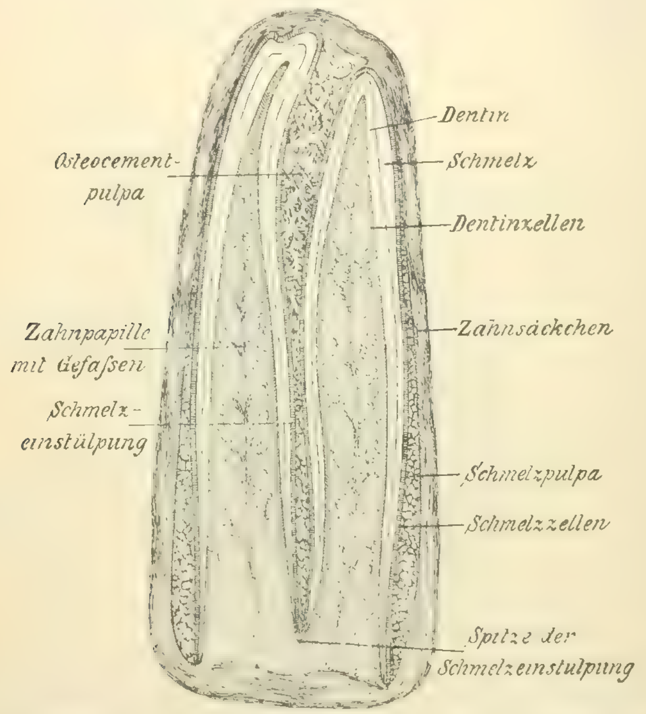


Fig. 116. Längsschnitt durch eine Hälfte des Molar I vom 12 Wochen alten Kalbe. Vergrösserung $^4/_1$. Nach Wellauer. Halbschematisch.

zähne fehlen, kommt es zwar fur diese Zähne zur Ausbildung einer completen bogenförmigen Schmelzleiste, die aber, ohne gesonderte Schmelzorgane für die Schneidezähne zu bilden, schwindet, nachdem sich, wenigstens bei unseren hierhergehörigen Hausthieren, die vergängliche Anlage eines Schmelzkeimes für den Eckzahn gebildet hat.

Nach der Wurzelbildung bleibt der Wurzelcanal entweder dauernd weit, und erlaubt dadurch eine continuirliche ausgiebige Ernährung des Zahnes, wie bei den immerwachsenden Zähnen mit offener Wurzel (Schneidezähne der Nager, Hauer des Schweins etc.), oder der Wurzelcanal verengt sich nach vollendeter Ausbildung des Zahnes mehr und mehr, schnürt die Papille stielartig ein und behindert dadurch allmählich die Ernährung des Zahnes, der nun nicht mehr wächst, sondern langsam parallel der Abnützung seiner Krone aus der Alveole emporgeschoben wird (Zähne mit geschlossener Wurzel).

Der mitunter nicht das Zahnfleisch durchbrechende Prämolare IV (Lückzahn,

Wolfszahn) des Pferdes, Schweines und Hundes ist dem definitiven Gebiss zuzurechnen und wird nicht gewechselt.

Auch die Milchhacken des Stut- und Hengstfohlens bleiben sehr klein und durchbrechen die Schleimhaut in der Regel nicht, ebensowenig der Norm nach die Ersatzhacken der Stute.

Ueber die Zeit des Zahndurchbruchs und des Zahnwechsels verweise ich auf die einschlägigen zootomischen Lehrbücher.

Die Zahne sind laut Zeugniss der vergleichenden Entwicklungsgeschichte und Anatomie ableitbar von papillaren Verknöcherungen der äusseren Haut, den Hautzähnchen oder Placoidschuppen der Haie. Es sind demnach Bildungen, die mit dem inneren Skelet nichts zu thun haben und zu diesem erst secundär in Beziehung treten. Auf einer Hautpapille wird bei den Haien ein Schmelzüberzug gebildet, der aber von der Epidermis noch bedeckt bleibt. Von der

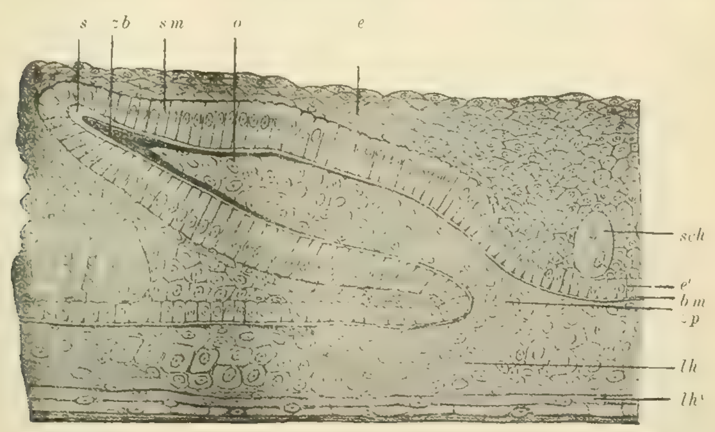


Fig. 117. Längsschnitt durch die Anlage eines Hautzahnes vom Selachierembryo. Nach O. Hertwig.
e Epidermis, *e'* unterste Schicht cubischer Epidermiszellen, *sch* Schleimzellen. *lh*[1] aus Bindegewebslamellen zusammengesetzter Theil der Lederhaut, *lh*[2] oberflächliche Schicht der Lederhaut, *zp* Zahnpapille, *o* Odontoblasten, *zb* Zahnbein, *s* Schmelz, *sm* Schmelzmembran.

bindegewebigen Papille aus entsteht Dentin, und an der Papillenbasis bildet sich eine kleine Knochenplatte, die Basalplatte, auf welcher der Zahn aufsitzt. Damit sind die drei wesentlichen Substanzen des Zahnes gegeben, an deren Bildung sich somit auch hier schon das Bindegewebe betheiligt. (Fig. 117.)

Da die Mundhöhlenschleimhaut aus einer Cutiseinstülpung entsteht, darf es nicht auffallen, dass sie dieselben Gebilde producirt, wie jene, und dass ursprünglich die ganze Oberfläche der Mundhöhle (viele Fische) Zähne tragt, welche ebenso wie die der Haut nur papillaren Bildungen aufsitzen, aber noch nicht in Kieferknochen eingekeilt sind, wie die Zähne der höheren Wirbelthiere. Bei diesen reducirt sich die Zahl der Zähne beträchtlich. Die Basalplatten werden am Kopfe immer regelmässiger, verlieren ihre Zähne grösstentheils bis auf die eigentlichen Kieferknochen und werden so Veranlassung zur Bildung

der Haut- oder Belegknochen am Angesichtstheil des Schädels. Die auf den Kieferbogen sich anlegenden Zähne senken sich in deren Bindegewebe ein und werden bei der Verknöcherung des Kiefers in Alveolen befestigt. Durch diese Einrichtung (eingekeilte Zahne) wird die Befestigung der Zähne in hohem Grade erhöht. Die Gebisse unserer jetzigen Säugethiere sind nach Zahl der Zähne und Masse der Zahnsubstanzen noch in steter Reduction begriffen.

Verwerfungen von Zahnkeimen und damit der Durchbruch von Zähnen an abnormen Standorten sind nicht selten. Am interessantesten sind in dieser Hinsicht die nicht gerade seltenen Zahncysten in der Nähe des äusseren Gehörgangs vom Pferde und die Zähne auf den kleinen Kiefersprossen der Schafe mit doppelten Unterkieferhälften.

b) Als Anhangsorgane des Vorderdarmes entstehen:
die Thymusdrüse, die Schilddrüse sowie Kehlkopf und Lunge.

Die Thymusdrüse bildet sich (siehe Fig. 103) ihrer Hauptmasse nach als ein beiderseitiger blindsackartiger, ventralwärts gelegener Auswuchs der dritten, vielleicht auch noch theilweise der zweiten und vierten Schlundtasche, der bis zum Herzen in die Brusthöhle hereinwuchert und sich später zu einem unpaaren Körper vereinigt und völlig von der Schlundfurche abschnurt. Diese schlauchförmige Thymusanlage besitzt eine sehr enge Lichtung, eine dicke mehrfach geschichtete epitheliale Wand und treibt an ihrem hinteren Ende nach Art einer traubenförmigen Drüse rundliche solide Sprossen. Die Anlage der Thymus ist demnach rein epithelial.



Fig. 118. Thymus eines Kaninchenembryos von 16 Tagen. Vergrössert. Nach v. Kölliker.

Die Sprossenbildung greift allmählich auf das ganze Organ über und letzteres bekommt dadurch lappigen Bau. Nun wachsen Bindegewebe und Blutgefässe in dasselbe ein; es kommt zur Bildung von Lymphknoten und massenhaften Leucocyten in demselben, und unter stetem Wachsthum des Ganzen nehmen die bindegewebigen Bestandtheile derart an Masse zu, dass die epithelialen mehr und mehr zurücktreten und nur restweise vorhanden sind. Die ursprüngliche Mündungsstelle des Ganges wird zurückgebildet, dagegen bilden sich Hohlräume durch Gewebserweichung im Innern des Organes. Nun zeigt das Ganze mehr den Bau eines lymphoiden Organes, dessen Bedeutung jedoch noch unklar ist und das am geborenen Thiere durch Verfettung schwindet. Ausnahmsweise erhalten sich Reste im erwachsenen Individuum.

Als Anhänge der Thymusdrüse findet man bei jungen Kätzchen eigenthümliche, gestielte, wimpernde Blasen, die als abgeschnürte Drüsentheile gedeutet werden.

Die Schilddrüse entsteht in ähnlicher Weise wie die Thymus aus einer paarigen und einer unpaaren Anlage (Fig. 103). Letztere geht aus einer medianen Einstulpung der ventralen Schlundwand zwischen den beiden zweiten Visceralbogen hervor, schnürt sich von ihrem Mutterboden ab und bildet eine später solid werdende Epithelblase, welche bald von Gefässen durchsetzt wird und sich mit den paarigen Seitentheilen verbindet. Das foramen cöcum am Zungengrunde markirt auch später noch die Abgangsstelle dieses unpaaren oder medianen Schilddrüsentheiles.

Die den späteren Seitenlappen entsprechenden paarigen Anlagen wuchern von der vierten Schlundtasche aus, deren directe schlauch-

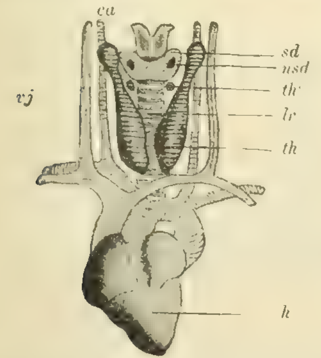


Fig. 119. Halbschematische Abbildung der definitiven Lage der Thymus, Thyreoidea und Nebenschilddrüse vom Kalbe. Nach de Meuron.
sd Schilddrüse, *nsd* Nebenschilddrüse, *th* Thymus, *th'* Nebenthymus, *lr* Luftröhre, *h* Herz, *vj* Vena jugularis, *ca* Carotis.

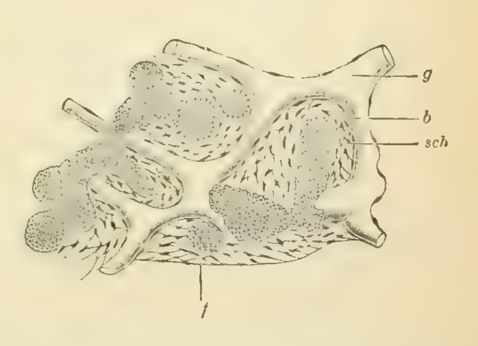


Fig. 120. Schnitt durch die Schilddrüse eines Schafembryos von 6 *cm*. Nach W. Müller.
sch schlauchförmige Drüsenanlage, *f* in Bildung begriffene Drüsenfollikel, *b* interstitielles Bindegewebe mit Blutgefässen (*g*).

förmige Fortsetzung sie bilden. Auch sie werden bald von der Umgebung aus mit Gefässen versehen und schnüren sich völlig von ihrem Mutterboden ab. Somit fehlt auch ein Ausführungsgang. Die epithelialen Theile des Organes wachsen zu zahlreichen, sich mit einander verbindenden Strängen aus. In die Maschen des so entstandenen epithelialen Netzwerks wuchert gefässhaltiges Bindegewebe ein. Die Epithelstränge enthalten ein enges Lumen, um welches sich die Cylinderzellen regelmässig anordnen. In bestimmten Abständen bilden sich nun blasige Erweiterungen, in welche schliesslich die Stränge zerfallen. Damit sind die Follikel der Schilddrüse entstanden, welche nun durch gefässreiches Bindegewebe zusammengehalten werden. Später erweitern sich dieselben unter Abscheidung einer colloiden Masse mehr oder weniger.

Neben der eigentlichen, vor der Luftröhre gelegenen Schilddrüse

kann man namentlich bei den Fleischfressern und dem Schafe mehr oder minder zahlreiche Nebenschilddrusen finden, die aus cylindrischen Zellreihen bestehen und zum Theil noch canalisirt sind. Zweifellos handelt es sich um bei der Follikelbildung abgeschnürte und auf embryonaler Stufe stehen gebliebene Drüsenreste.

Die Lunge mit Luftrohre und Kehlkopf legt sich ziemlich früh (beim Schafembryo am 18 Tage) als ventrale rinnenförmige Ausstülpung des Schlunddarmes dicht hinter der unpaaren Schilddrüsenanlage an. Diese Ausbuchtung grenzt sich durch zwei seitlich einspringende longitudinale Leisten vom Vorderdarme ab, der sich dadurch in die Luftröhre und Speiseröhre gliedert (Fig. 103). Das seitlich etwas aufgetriebene Ende der Lungenanlage treibt beiderseits zwei kleine epitheliale Schläuche, die primitiven Lungenschläuche, oder die Anlage der Lungenflügel, hervor, die, von einer dicken Bindegewebsschicht umhüllt, unmittelbar hinter dem Herzen liegen und in caudaler Richtung in die Pleurahöhe einwachsen (siehe Fig. 121).

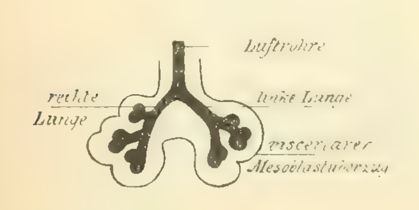


Fig. 121. Lunge von dem in Fig. 74 abgebildeten Katzenembryo; etwas vergrössert, die epithelialen Theile schwarz, die Mesenchymhülle hell.

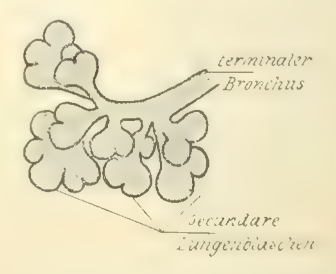


Fig. 122. Terminaler Bronchus eines 4 Monate alten Rindembryos. Vergrössert.

Die durch einen Spalt noch communicirenden Anlagen der Luft- und Speiseröhre trennen sich dann durch eine in caudocranialer Richtung fortschreitende Abschnürung bis auf die zum Kehlkopfeingang werdende Spalte. Der Kehlkopf entsteht aus einer Anschwellung des Anfangsstückes der Luftröhre, in welchem bald, ebenso wie in der Luftröhre selbst, Knorpeln auftreten. Der Kehldeckel bildet sich durch Wucherung an der Innenfläche des 3. Visceralbogens. Die Kehlkopfhöhle ist vorübergehend durch Epithelwucherung verstopft.

Die primitiven Lungenschläuche verjüngen sich an ihrer Abgangsstelle von der Luftröhre, während sich ihr freies Ende kolbenförmig verdickt und epitheliale Ausstülpungen in die Bindegewebshülle treibt, die sich blasig erweitern. Damit bekommt die Lungenanlage Drüsenbau und ist beiderseits assymetrisch, indem sie linkerseits meist drei, rechterseits aber meist vier oder fünf Knospen bildet, durch welche die Grundlage für die Hauptlappen der linken und rechten Lunge gegeben ist (Fig. 121). Die weitere Sprossung geschieht nach dichotomem

Typus dadurch, dass jedes kugelige Endbläschen oder primitive Lungenbläschen in zwei neue Lungenbläschen durch eine an seiner Convexität einschneidende Furche getheilt wird, welche Theilung sich auch auf den Stiel des Bläschens fortsetzt (Fig. 122). So entsteht das vielfach verästelte, mit dem linken und rechten Hauptbronchus in die Luftröhre mündende Bronchialsystem (Pferd, Raubthiere), zu welchem sich bei den Artiodactylen noch der rechte, direct von der Luftröhre abgehende eparterielle Bronchus gesellt.

Die feinen Endzweige der Bronchien führen in die kolbigen Lungenbläschen. Diese liegen anfangs nur an der Oberfläche der Lunge um die Bronchien herum, später treten sie auch im Innern der Lunge auf.

Während dieser Sonderungen wachsen die sich bedeutend vergrössernden Lungen nach rückwärts und fassen schliesslich das Herz zwischen sich.

Die Lungenalveolen entstehen in Gestalt massenhafter, an den Enden des Bronchialbaumes und der primitiven Lungenbläschen auftretender Ausbuchtungen, die durch weite Oeffnungen mit dem Alveolengang communiciren. Ihre epitheliale, zuerst cylindrische oder cubische Auskleidung plattet sich in Folge des Athmens beim Neugebornen rasch ab und besteht aus kleinen gekörnten und hellen grossen endothelartigen flachen Zellen. In den Bronchien bleibt das Epithel cylindrisch oder cubisch und erhält einen Besatz von Flimmhaaren.

Der Bindegewebsüberzug der Lungen liefert, abgesehen von der Lungenpleura und vom interstitiellen Bindegewebe, auch die glatte Musculatur und die elastischen Fasern der Lunge.

c) Anhangsdrüsen des Mitteldarmes: Leber, Bauchspeicheldrüse.

Vom Schlunde bis zum Ende des Zwölffingerdarmes ist der Darm, abgesehen von seinem dorsalen Gekröse, noch durch ein ventrales Gekröse an die Bauchwand angeheftet, in welchem das Herz mit den Endstücken der venae omphalomeseraicae und der vena umbilicalis sowie die Leber nebst Ausführungsgang und Gefässen entstehen.

Die das Herz dorsal und ventral an seine Umgebung anheftende Platte heisst Herzgekröse und zerfällt in das dorsal vom Herzen gelegene Mesocardium dorsale und ventral von demselben gelegene Mesocardium ventrale. Beide sind gelegentlich der Schilderung der Herzbildung noch weiter zu berücksichtigen. Auf das Mesocardium ventrale folgt in caudaler Richtung das ventrale Gekröse des Darms und geht von der kleinen Curvatur des Magens und vom Duodenum zur ventralen Rumpfwand. Weil in ihm die erste Anlage der Leber auftritt, heisst es auch Leberwulst oder Vorleber. Es scheidet als bindegewebiges, aus visceralem Mesoblast bestehendes Septum in

1) Letztere geht nach manchen Autoren aus dem Epithel der Lunge hervor.

der Länge seines Verlaufes das Cölom in eine rechte und linke Hälfte (Fig. 123).

Im ventralen Darmgekröse legt sich die Leber sehr früh (beim Schafe zwischen 17. und 18. Tag) als **paarige Ausstülpung des Duodenums** dadurch an, dass an dessen ventraler Wand dicht hinter dem spindelförmigen Magen nach einander zwei Epithelschläuche ein-

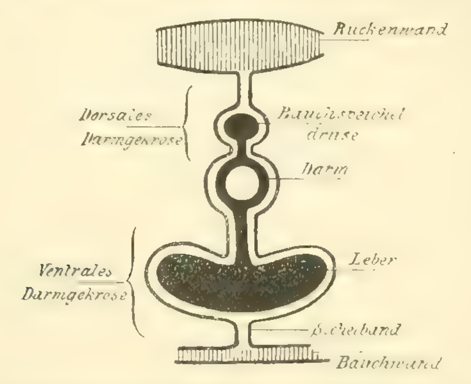


Fig. 123. Schema des Darmquerschnittes in der Lebergegend. Zur Zeit der ersten Anlage der Leber.

wuchern, von denen zuerst der linke, dann der rechte auftritt (siehe auch Fig. 103). Diese »**primitiven Leberschläuche**« sind die Anlage für die beiden Hauptlappen der Leber. Sie treiben solide, sich **netzartig miteinander verbindende Sprossen** und bedingen dadurch



Fig. 124. Schnitt durch den Leberrand von einem Schafembryo von 22 Tagen, der in der Entwicklung zwischen Fig 63 und 65 steht. Vergrösserung ca. $^{100}/_{1}$.

den von dem reinen schlauchförmigen Typus abweichenden eigenthümlichen Bau der Leber. Beide Leberlappen verschmelzen dann mit einander. In dem diese »Lebercylinder« tragenden bindegewebigen Stützgerüste entstehen gleichzeitig von der von beiden Leberschläuchen umfassten Vena omphalomeseraica her Blutgefässe (Fig. 124). Die Leber vergrössert sich nun rasch zu einem voluminösen, beiderseits in die

Leibeshöhle vorspringenden Organ indem ihre epithelialen Theile durch immer neue Sprossenbildung vermehrt werden. Die Ausbuchtung der Duodenalwand, in welche die beiden primitiven Leberschläuche münden, wächst canalartig zum Gallengang aus, und mit dessen Längenzunahme erscheint die Leber mehr und mehr als selbständig abgegliederte Anhangsdrüse des Darms.

Die bei den Hausthieren nur dem Pferde fehlende Gallenblase entsteht als Aussackung des Gallenganges. Ein Theil der epithelialen Lebercylinder wird zu Gallengängen dadurch, dass sich deren Zellen unter Annahme cubischer oder cylindrischer Formen verkleinern und um eine axiale Lichtung ordnen; ein Theil der Cylinder bildet sich zurück mit Ausnahme der an der Leberpforte gelegenen, theils netzförmigen, theils blindendigenden Gallengänge.

Der Rest der Epithelstränge wird zu den Leberzellen und bildet das secernirende Epithel der Leber. Ueber die Bildung der bei den verschiedenen Thieren wechselnd deutlichen Leberinseln, fehlen Angaben.

Das ventrale Darmgekröse bildet um die einwachsende Leber einen Bauchfellüberzug und liefert das von der cranialen, convexen Leberfläche in sagittaler Richtung zum Nabel ziehende und in seinem freien Rande die später obliterirende Nabelvene (ligamentum teres) enthaltende Sichelband der Leber (Fig. 123).

Der von der caudalen Leberfläche und von der Leberpforte zum Duodenum und der kleinen Curvatur des Magens verlaufende Rest des ventralen Darmgekröses enthält den Ductus coledochus, die Leberarterie und Pfortader wird zum kleinen Netz oder dem ligamentum hepatogastricum (siehe Fig. 107).

Ueber die Entstehung des Kranzbandes der Leber siehe unter Zwerchfell.

Die embryonale Leber entwickelt sich anfangs ganz symmetrisch und nimmt allmählich eine senkrechte Stellung hinter dem Zwerchfell ein. Sie wächst zu beträchtlicher Grösse heran, füllt in gewissen Zeiten fast die ganze Bauchhöhle aus und ist, weil sie von der von den Eihäuten zum Herzen des Embryo zurückströmenden Blutmasse ganz oder theilweise passirt wird (siehe embryonaler Kreislauf) sehr blutreich. Die Gallenabsonderung setzt erst relativ spät ein und führt zur galligen Färbung des Meconiums oder Fruchtkothes.

Später bleibt der linke Leberlappen an Wachsthum hinter dem rechten zurück. Nach der Geburt verkleinert sich die Leber in Folge des durch die Athmung veränderten Blutstromes und ihr Volumen reducirt sich dem Körper gegenüber sehr beträchtlich.

Die Bauchspeicheldrüse entsteht (siehe Fig. 103 u. 123) meist der Leberanlage gegenüber und wächst nach Art einer acinösen Drüse in das dorsale Mesenterium ein (Fig. 105). Sie liegt bei den Hausthieren zeitlebens ganz (Wiederkäuer, Fleischfresser) oder theilweise (Pferd, Schwein) im ligamentum hepatoduodenale. Die Mündung des Ductus pancreaticus major rückt der Mündung des Ductus choledochus immer näher und verbindet sich schliesslich mit letzterem. Der Ductus

pancreaticus minor mündet, wo er überhaupt vorhanden ist, stets gesondert in das Duodenum (Wiederkäuer, Schwein, Hund). Das Pancreas ensteht bei diesen Thieren aus zwei nachträglich verschmelzenden Anlagen.

C. Organe und Systeme des Mesoblasts.

XII. Kapitel. Entwicklung der Bindesubstanzen, der Blutgefässe, des Blutes, der Lymphgefässe und Lymphknoten.

Gleich nach dem ersten Auftreten des Mesoblasts (siehe Cap. V.) wurde an demselben unterschieden:

a) der epitheliale rasch zum Primitivstreifen in caudaler Richtung auswachsende Primitivknoten aus welchen kopfwärts der ebenfalls epitheliale Kopffortsatz hervorsprosst, um sich dann in complicirter Weise (Canalisirung, schlitzförmige Eröffnung an der Bauchseite, Rinnenbildung, Einlagerung in den Darmentoblast und endliche theilweise Abschnürung von demselben) zur Chorda dorsalis umzubilden, welche sich schweifwärts aus der Achse des Primitivstreifs (Primitivstreifentheil der Chorda), kopfwärts durch ein kurzes rinnenförmig aus dem Darmentoblast abgeschnürtes Stück (Chordaentoblast) ergänzt.

b) Das vom Primitivknoten und den Flanken des Primitivstreifs einerseits und vom Darmentoblast andererseits producirte und anfänglich nur aus vereinzelten vielgestaltigen Zellen und Zellengruppen betehende Mesenchym (Figg. 22, 25).

Unter lebhafter Vermehrung seiner Zellen breitet sich das Mesenchym allseitig zwischen den beiden primären Keimschichten aus. Sein Bau wird compacter; durch die Cölom- und Ursegmentbildung, sowie durch die Scheidung der Ursegmente in Haut- und Muskelplatten und in axiales Mesenchym erhält es rasch eine complicirtere Gliederung. Es umhüllt nun nicht nur die axialen in ihm gelegenen Organe, sondern folgt auch als parietaler und visceraler Mesoblast allen Aus- und Einstülpungen der primären epithelialen Keimschichten und umhüllt, wie wir schon sahen, allmählich sämmtliche durch Abschnürung aus denselben hervorgegangenen Primitivorgane: Medullarrohr, Darmrohr nebst Anhängen, Nasen- und Ohrgrübchen resp. Bläschen, Augenbecher. Es liefert somit bindegewebige Hüllen um alle epithelialen Organe des Körpers und zugleich die Wand des Darmes und seiner Anhänge, sowie die Grundlage der embryonalen Anhänge (Nabelblase, Amnion, amniogenes Chorion, Allantois). Je complicirter sich die Gliederung des Embryo und seiner Anhänge durch Ein- und Ausstülpungen gestaltet, um so complicirter wird auch die Anordnung des Mesenchyms.

Anfänglich nur aus vereinzelten oder locker angeordneten, vielfach durch verzweigte Ausläufer verbundenen Zellen bestehend, zeigt das Mesenchym den Bau des embryonalen Binde- oder Gallertgewebes,

wandelt sich aber bald mit Ausnahme des Glaskörpers und des Gallertgewebes des Nabelstrangs dadurch, dass seine Zellen collagene Fasern ausscheiden, deren Zahl rasch zunimmt, in ein, je nach dem Alter des Thieres, bald mehr aus Zellen, bald mehr aus Fasern bestehendes fibrilläres Bindegewebe um. Bei sehr wechselnder Art seiner Faseranordnung findet dieses eine sehr vielseitige Verwendung (Lederhaut, Zahnsäckchen, Haarbälge, Propria der Schleim- und serösen Häute, z. Th. bindegewebige Grundlage der Eihäute; Muskel- und Sehnenscheiden, Sehnen, Muskelbinden, Propria der Drüsen — mit Ausnahme des aus der Membrana prima hervorgegangenen structurlosen Theils der Glas- oder Basalhäute der Hautdrusen, der Haarbälge und der Gefässhaut des Centralnervensystems —; Hirn- und Rückenmarkshäute; das interstitielle Bindegewebe aller Organe).

Durch Ausscheidung von Elastin kann es zwischen den faserigen Elementen des Bindegewebes zur Bildung elastischer Fasern und Platten in wechselneer Zahl und Dicke kommen; durch Aufnahme von Fett können Zellen des interstitiellen Bindegewebes sich in Fettgewebe umwandeln.

In gewissen Regionen des embryonalen Bindegewebes scheiden die Zellen Knorpelsubstanz oder Chondrin ab, und es wird Knorpelgewebe gebildet. Dadurch entstehen widerstandsfähigere Theile, die sich schärfer gegen ihre bindegewebige Umgebung modelliren und zu einem Stützgerüste für den Körper werden, das gleichzeitig als eine Art Schutzorgan besonders wichtige Organe (Centralnervensystem, gewisse Sinnesorgane, Eingeweide) mehr oder weniger vollständig umhüllt, gleichzeitig den Muskeln Ansatz gewährt und so zum passiven Bewegungsapparate wird. Ausser zur Bildung dieses Knorpelskeletes werden Knorpel noch dazu verwendet häutige Röhren klaffend zu erhalten (Kehlkopf, Luftröhre und ihre Verzweigungen) oder sie dienen als elastische, mehr oder weniger bewegliche Stützen für aus Hautfalten gebildete, im Dienste von Sinnesorganen stehende Hilfs- oder Schutzorgane (Lider, Nüstern, Ohrmuschel).

Knorpel- sowohl als Bindegewebe können endlich unter Ablagerung von Kalksalzen in Knochengewebe umgewandelt werden. Das dadurch gebildete Knochenskelet der Wirbelthiere ist ausgezeichnet durch complicirte Gliederung und grosse Widerstandsfähigkeit.

Durch Lücken- und Röhrenbildungen entstehen im Mesenchym sehr früh Canalsysteme zur Verbreitung flüssiger, später zellenhaltiger Ernährungsmaterialien in dem an Grösse und an Compactheit der Structur zunehmenden Embryonalkörper: die Blut- und Lymphgefässe. Durch nachträgliche Betheiligung glatter Musculatur am Aufbau der Gefässwände wird die Circulation und Vertheilung dieser Säfte in wesentlicher Weise unterstützt. Durch besondere Entwicklung der Musculatur an einer bestimmten Stelle entsteht das den gesammten Inhalt des Gefässsystems in stetiger geordneter Bewegung erhaltende Centralorgan, das Herz. Die im Blute und in der Lymphe befindlichen Zellen (Blutzellen,

Leucocyten) werden theils von gewissen Zellen der Gefässwand aus (rothe Blutzellen), theils (Lymphzellen, Leucocyten, Wanderzellen) in besonderen Geweben (dem reticulären Bindegewebe) oder Organen (den Lymphknoten) gebildet und aus denselben von der Lymphe ausgeschwemmt und dem Blute zugeführt. Oder ein Theil derselben wandert in den Geweben umher, bildet in ihrem Körper Pigment und führt dadurch zu den bei den Haussäugethieren weit verbreiteten Pigmentirungen der Lederhaut und durch Einwanderung in die Epidermis zu Pigmentirungen der letzteren und ihrer Anhangsorgane, der Haare, Hufe, Klauen, Hörner.

Die aus dem Mesenchym entstehende Musculatur scheidet sich in glatte und quergestreifte Musculatur.

Als epitheliale Bildungen liefert das Mesenchym das Epithel des Herzbeutels, das Epithel der Brust- und Bauchhöhle und das Epithel des Harngeschlechtsapparates (Epithel der Keimdrüsen, Ei- und Samenzellen, Vor- und Urniere) mit Ausnahme des caudalen Theiles des Urnierenganges und der aus ihm entstehenden Niere.

1. Erste Anlage der Blutgefässe und des Blutes.

Bei den vielen, trotz zahlreicher Untersuchungen über diese schwierige Frage noch herrschenden Unklarheiten und Widersprüchen beschränke ich mich auf die Schilderung der wesentlichen Punkte, wie mir solche Untersuchungen am Schafe, das von allen Haussäugern die übersichtlichsten Verhältnisse bietet, ergaben.

Die erste Anlage der Blutgefässe erscheint ausserhalb des Embryo auf der Nabelblase rings um deren Insertion am Darme herum in Gestalt von Lücken, die zwischen dem einschichtigen Nabelblasenentoblast und dem ebenfalls einschichtigen, die Nabelblasenwand bildenden, visceralen Mesoblast ausgepaart und von den Mesenchymzellen des visceralen Mesoblasts allmählich umscheidet werden.

Zur Zeit des Amnionverschlusses (zwischen 15. und 16. Tage nach der Begattung) und nach eingetretener Trennung der Nabelblase vom amniogenen Chorion treten (siehe Fig. 30) einzelne Zellen der bindegewebigen Nabelblasenwand durch feine Fortsatze als Haftzellen« mit dem Nabelblasenentoblast in innigere Verbindung. Die zwischen den Haftzellen gelegenen, anfänglich noch wenig vorgebuchteten Strecken des visceralen Mesoblasts buchten sich unter reger Vermehrung ihrer Zellen sehr bald rinnig aus. Die vom visceralen Mesoblast umschlossenen Lücken vergrössern sich dadurch und werden, da auch die Haftzellen sich theilen und ihre Abkömmlinge sich zwischen Nabelblasenentoblast und die mesenchymatöse Lückenwand einschieben, in geschlossene, kurze, netzförmig miteinander anastomosirende Gefässe mit einschichtiger aus sehr flachen Zellen, den späteren Endothelien, bestehender Wand umgewandelt. Diese liegen dem ebenfalls einschichtigen Entoblast auf,

der sich, wie aus den senkrechten Theilungsebenen seiner Zellen hervorgeht, nicht am Aufbau der Röhren betheiligt.

Zwischen den Wänden dieser netzförmig angeordneten, nur aus Endothelzellen bestehenden primitiven Blutgefässe findet man von Anfang an noch vereinzelte Mesenchymzellen, die nicht zur Bildung von Endothel verwendet wurden, die »intervasculären Zellen«. Durch rege Theilung dieser Zellen kommt es zur Bildung einer mesenchymatösen Umhüllung der primitiven Gefässe, während die Gefässanlagen in der beschriebenen Weise allmählich sich über die Nabelblasenoberfläche peripher weiter ausbreiten. Zu den diese Mesenchymscheide bildenden Zellen gesellen sich später weitere, zum Theil dem axialen Mesenchym entstammende und zum Theil seitens der Cölomepithelien der Darmseitenplatte gelieferte Zellen (siehe Fig. 44 und



Fig. 125. Querschnitt durch die Nabelblase vom Embryo in Fig. 33. Erste Anlage der Blutgefässe. Vergrösserung $^{305}/_{1}$.

45 bei *) und schliesslich erhalten die primitiven Gefässe eine vollständige Mesenchymscheide und werden so zu secundären Gefässen. Gleichzeitig werden sie durch Verdickung der ganzen Mesenchymlage, in welcher sie verlaufen, vom Nabelblasenentoblast abgehoben. (Fig. 126.)

Die Gefässbildung erreicht, sich peripher uber die spindelförmige Nabelblase ausbreitend, zwar deren Gegenpol, schreitet aber in der Längsachse der Nabelblase nicht weit über die nächste Umgebung des Embryo hinaus fort. Die Nabelblase wird somit bei den Wiederkäuern niemals in ganzer Ausdehnung vascularisirt. Die Gesamtheit der auf der Nabelblase vorhandenen Gefässe bezeichnet man als Gefässhof. Dieselbe Art und Weise der Blutgefäss-Anlage und ihres Einschlusses durch ein theils von intervasculären Zellen, theils durch ein, seitens des Cölomepithels am parietalen Mesoblast geliefertes, Mesenchym findet sich

auch auf dem Amnion (s. Fig. 30, 45, 101 und 127), doch bilden sich da alle Gefässanlagen, ohne jemals Blut zu enthalten, wieder zurück und nur die Anlage der medial von der Amnioswurzel verlaufenden Nabelvene (siehe Fig. 45) geht einer weiteren Function entgegen.

Die Gefässe im Embryo sollen nach den Einen durch Einwachsen

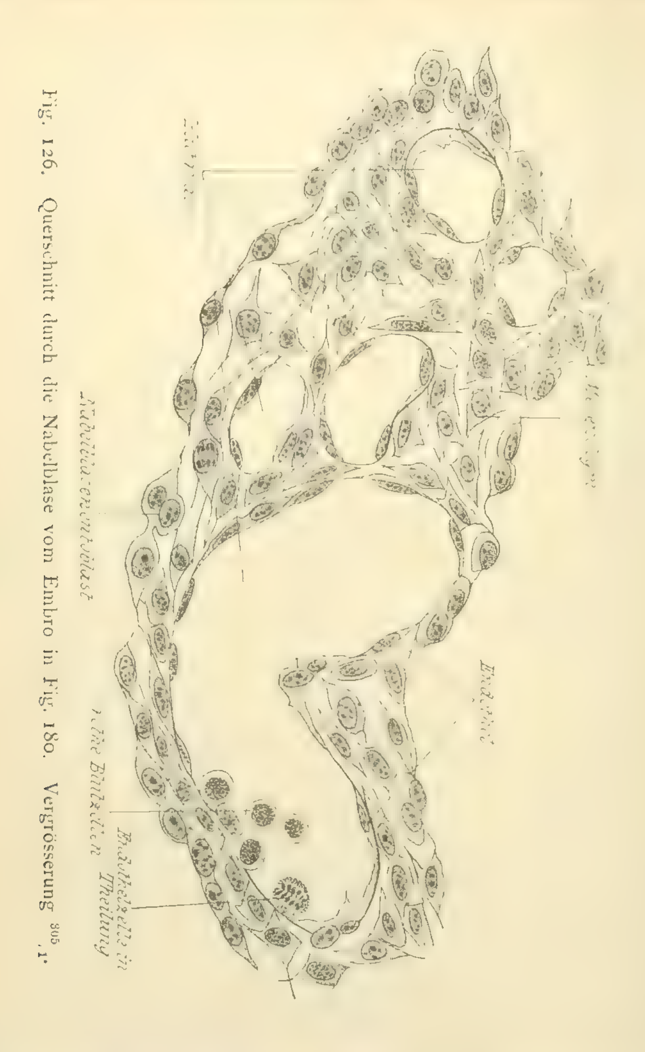


Fig. 126. Querschnitt durch die Nabelblase vom Embro in Fig. 180. Vergrösserung 305/1.

der primitiven Blutgefässe des Gefässhofes in den Embryo längs des Nabelblasenganges entstehen. Andere dagegen treten für eine selbstständige Entstehung der die Endothelwand der primitiven Embryonalgefässe aufbauenden Zellen im Embryo selbst ein. Das aus diesen Zellen entstandene Endothelsäckchen des Herzens und die primitiven Embryonalgefässe sollen sich dann nachträglich mit den exoembryo-

nalen Gefässen in Communication setzen. Eine sichere Entscheidung dieser Frage ist zur Stunde kaum möglich.

Ich finde, dass bei Schafembryonen die embryonalen Gefässe später als die des Gefässhofes auftreten. Bei Embryonen mit zwei Ursegmenten sieht man im Bereiche der hufeisenförmigen Anlage der Pleuropericardialhöhle zwischen Darmentoblast und der späteren Herzplatte die ersten Spuren der Gefässanlagen im Embryo in Gestalt vereinzelter, vielgestaltiger, runder oder verästelter, meist in Längs- und Querschnitt spindelförmiger Zellen, deren Herkunft mit Sicherheit nicht festzustellen ist (Fig. 127). Wahrscheinlich entstammen sie in loco entstehend dem visceralen Mesoblast (oder der Herzplatte; siehe auch die Figuren 37, 38, 39). Für ihre Ableitung von den Gefässen der Nabelblase oder ihres Stieles kann ich keine Anhaltspunkte finden. Diese Zellen vermehren sich dann rasch durch Theilung, und breiten



Fig. 127. Längsschnitt des in Fig. 35 abgebildeten Schafembryos etwas lateral von der Medianebene durch die Pleuropericardialhöhle. Vergrösserung $^{132}/_{1}$. Der Schnitt tangirt am Kopfe das Amnion. Die Spalträume, welche später die einheitliche Pleuropericardialhöhle bilden, sind noch getrennt.

sich in longitudinaler und transversaler Richtung weiter zwischen visceralem Mesoblast und Darmentoblast aus, verbinden sich zu Gruppen und formieren (Fig. 40 und 41) den Endothelschlauch des Herzens und die Endothelwand der primitiven im Embryo auftretenden Gefässe in derselben Weise, wie wir diese Vorgänge auf der Nabelblase verfolgt haben. Bald sieht man sie auch mit den Gefässen der letzteren anastomosiren. Die embryonalen Gefässe erhalten dann seitens des axialen Mesenchyms (Fig. 40, 44, 45, 53 und 101) und des Mesenchyms der Urniere eine bindegewebige Scheide, während der Endothelschlauch des Herzens von der Herzplatte umschlossen wird (siehe Fig. 128).

Dass die primitiven Gefässe im Embryo und im Gefässhofe durch eine von manchen Autoren beschriebene Bildung solider, nachträglich sich aushöhlender Zellsprossen weitere Seitenästchen treiben, habe ich

nicht gesehen, will aber die Möglichkeit des Vorganges damit nicht in Abrede stellen. Im Allgemeinen liegen diese Vorgänge, da die Bildung der rothen Blutzellen beim Schafe relativ spät nach Anlage der primitiven Gefässe einsetzt und die letzteren 2—3 Tage lang als leere oder nur mit Flüssigkeit erfüllte Röhren bestehen, sehr übersichtlich.

Die Bildung der rothen Blutzellen geht von den Endothelien aus und wird zuerst im Gebiete des Gefässhofes deutlich. Die Endothelzellen theilen sich nämlich (siehe die Fig. 126 rechts unten) und produciren dadurch vereinzelte kleine kugelige kernhaltige Zellen, die anfänglich farblos, allmählich durch Produktion von Blutfarbstoff einen gelblichen Schimmer annehmen. Durch die in den Gefässen circulirende Flussigkeit werden dieselben von ihren Bildungsstellen abgeschwemmt und durch den Kreislauf in der Gefässbahn vertheilt, in der sie sich dann selbstandig durch Theilung vermehren. So fullt sich allmählich das ganze Gefässssystem mit Blut. Das Blut ist somit ein Produkt des Endothels, und da letzteres aus Mesenchym hervorgegangen ist, ein Product der embryonalen Bindesubstanz. Die Stellen, an welchen die Endothelien zuerst Blutzellen liefern, liegen im Gefässhofe auf der Nabelblase und sind beim Schafe ganz vereinzelt; selten findet eine Production ganzer Blutzellenhaufen in Gestalt kleinster rother Flecken im Gefässhofe statt. Solche Stellen werden dagegen beim Kaninchen und Hunde in massigerer Entwickelung gefunden und als Blutinseln bezeichnet. Im Gegensatze zu dieser Schilderung entstehen nach Anderen die Blutgefässe der Säugethiere, die übrigens darauf hin nur beim Kaninchen genauer untersucht sind, als solide Zellstränge. Diese sollen sich in eine Endothelwand und die, gleich in Gestalt ganzer Klumpen, als Blutinseln, massenhaft auftretenden rothen Blutzellen scheiden, nach deren Abschwemmung durch den Kreislauf die Gefässe ihre Lichtung erhalten.

Die Mesenchymscheide der secundären Gefässe differenzirt sich später in die Elemente der eigentlichen Gefässwand (glatte Musculatur, elastisches Gewebe) und die bindegewebige Adventitia. Nur die Capillaren beharren bei ihrer primitiven Entwicklung und bestehen zeitlebens aus einer Endothelwand, zu der sich an den sogenannten Uebergangscapillaren noch eine dünne Bindegewebsscheide gesellen kann.

2. Das Herz

entsteht aus paariger Anlage rechts und links vom Kopfe. Gleichzeitig mit der Abgrenzung der ersten Ursegmente findet man im Mesenchym der Parietalzone die uns schon bekannte, das unsegmentirte Kopfgebiet hufeisenförmig umkreisende Spalte, die erste Anlage der bei Embryonen mit fünf Ursegmenten (siehe Figg. 35 und 58) auch äusserlich auffallenden Pleuropericardialhöhle. Sie communicirt caudalwärts mit der inzwischen gebildeten Peritonealhöhle (Fig. 127), ist aber lateral durch eine Mesenchymbrücke gegen das exoembryonale Cölom abgeschlossen.

Als Beispiel der Herzbildung soll, da selbe bei den übrigen Hausthieren ungenügend untersucht ist, und, wie es scheint, nicht unbeträchtliche Abweichungen in den ersten Stadien zeigt, das Kaninchen dienen.

Bei Embryonen mit noch ganz seichter vorderer Darmbucht fallen noch vor Bildung der Darmfalten in Querschnitten die im Bereiche der Parietalzone paarig auftretenden Herzanlagen in Gestalt von dorsalwärts rinnenförmig in die Pleuropericardialhöhle vorspringenden Ausbuchtungen des visceralen Mesoblasts oder der Herzplatte auf, in denen die Endothelzellen bereits eine Röhre bilden (Fig. 128 *A*). Die rinnenförmige Herzplatte geht jederseits lateral durch eine Mesoblastplatte

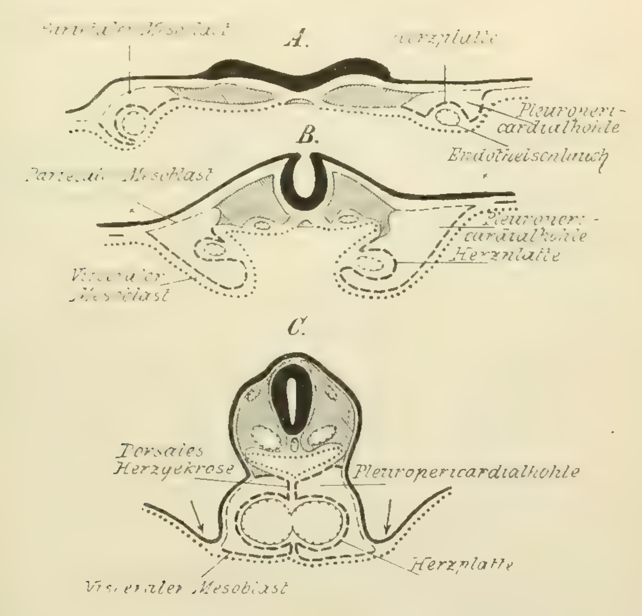


Fig. 128. *A*, *B*, *C* drei schematische Querschnitte durch Kaninchenembryonen um die Herzbildung zu zeigen. *A* und *B* nach Strahl.

in den parietalen Mesoblast über, und beide hängen seitwärts mit ungespaltenem Mesoblast zusammen.

Mit der Bildung der Darmfalten rücken sich dann die beiden Herzanlagen näher und kommen, noch ehe die Darmfalten mit einander verwachsen, ventral unter den Kopf zu liegen (Fig. 128 *B*). Schliesslich berühren sich die Kuppen der Darmfalten und verschmelzen mit ihren respectiven Entoblastplatten in der ventralen Medianlinie. Dann liegen unter der geschlossenen vorderen Darmhöhle zunächst noch zwei vollständig getrennte Pleuropericardialhöhlen nebst den von ihnen umschlossenen rinnigen Herzanlagen und ihren Endothelschläuchen (Fig. 128 *C*). Die, beide Herzhälften noch trennende Scheidewand be-

steht dann aus dem Reste der schon in Rückbildung begriffenen, mit einander verwachsenen Entoblastplatten und dem in den visceralen Mesoblast umbiegenden Theil der Herzplatte. Nach Schwund dieser Scheidewand vereinigen sich die beiden Herzplatten. Die Herzplatten verwachsen nämlich an der ventralen Seite mit einander und lösen sich von der späteren vorderen Wand der Pleuropericardialhöhle, mit welcher sie durch ein kurzes ventrales Gekröse vorübergehend zusammenhängen (Fig. 128 *C*), ab. Die inzwischen einander ebenfalls bis zur Berührung genäherten Endothelröhren formieren dann unter Schwund der Berührungsstelle einen einfachen Endothelschlauch. Nun liegt der einfache spindelförmige, an seiner dorsalen Seite durch ein kurzes Mesocardium dorsale mit dem visceralen Mesoblast in Zusammenhang stehende, primitive Herzschlauch in der ebenfalls einfachen Parietalhöhle, deren ventrale Wände aus visceralem Mesoblast und Entoblast bestehen.

Die Herzplatte liefert in Gestalt langgestreckter Zellen das Myocardium und Epicardium. Noch ehe die Herzwand die Structur von Muskelfasern zeigt, sind am Herzen regelmässige Contractionen bemerkbar. Das Endothelrohr wird zum Endocardium. Während dieser Vorgänge findet eine Trennung zwischen der mesoblastischen Wand der Pleuropericardialhöhle mit dem lateralen Mesoblast statt (Fig. 128 *B* unter ×).

Das vordere Ende des spindelförmigen Herzschlauches setzt sich in den kurzen unpaaren, unterhalb der vorderen Darmhöhle nach vorne verlaufenden Truncus arteriosus fort. Im Bereiche des Kieferbogens theilt sich derselbe und umfasst die vordere Darmhöhle mit zwei Gefässbogen, die dann zwischen Darmentoblast und den Ursegmenten rechts und links von der Chorda — siehe die Figuren 40 und 44 — in der Längsachse des Embryo bis zum Schweifende verlaufen und primitive Aorten heissen. Sie geben beiderseits die paarig angeordneten Omphalomesenterial- oder Nabelblasenarterien ab, durch welche das Blut in Folge der Herzcontractionen entweder zuerst in ein das Gefässnetz der Nabelblase umkreisendes Randgefäss, den Randsinus oder den Sinus terminalis (Kaninchen, Pferd) (Fig. 129) oder, im Falle seines Fehlens (Wiederkäuer, Schwein, Fleischfresser), durch directe zahlreiche Anastomosen in die Wurzeln der in das hintere Herzende mündenden beiden Nabelblasenvenen oder Omphalomesenterialvenen gelangt.

Neben dem Nabelblasenkreislauf entwickelt sich sehr bald ein zweiter, ebenfalls ausserhalb des Embryo auf dem Harnsack oder der Allantois sich etablirender Kreislauf (Fig. 57).

Dieser Allantoiskreislauf wird durch die aus den beiden Endästen der primitiven Aorten entspringenden beiden Nabel- oder Umbilicalarterien gespeist. Aus dem Gefässnetze, welches die als Ausstülpung des Hinterdarmes entstehende Allantois umspannt, wird dann das Blut zuerst durch zwei, später durch eine Nabelvene zum Herzen zurückgeführt.

Allantois- und Nabelblasenkreislauf stehen bezüglich ihrer Entwicklung zu einander im umgekehrten Verhältnisse. Während jener noch klein und unbedeutend ist, besteht dieser in voller Ausbildung, unterliegt dann aber bald mit dem weiteren Wachsthum der Allantois einer mehr oder weniger weitgehenden Rückbildung, und kann mit der oft sehr bald eintretenden Reduction der Nabelblase völlig verschwinden

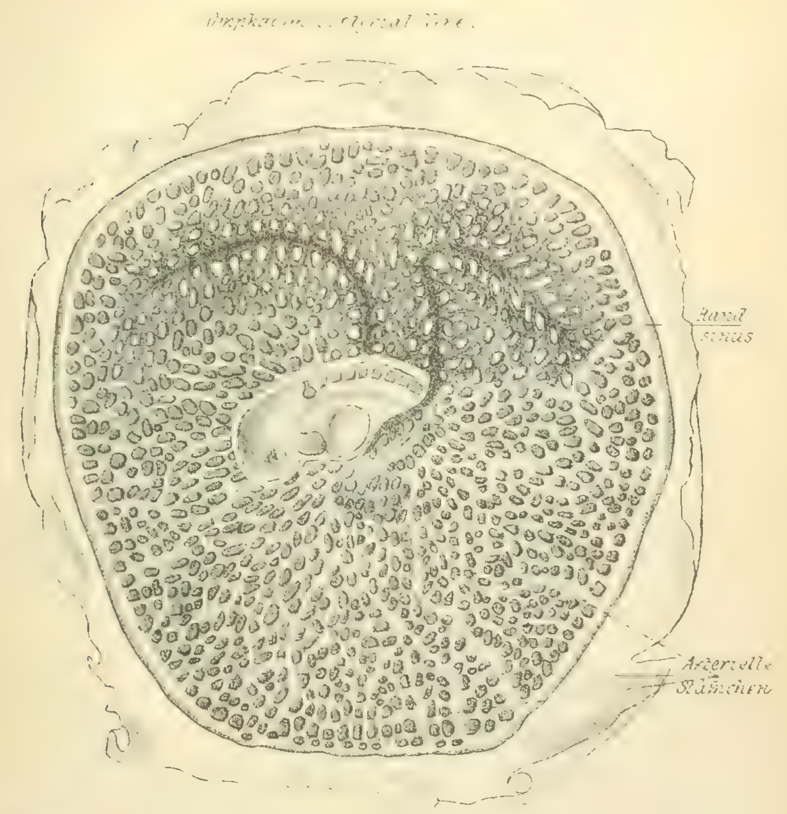


Fig. 129. Gefässhof der Nabelblase eines 9 Tage und 9 Stunden alten Kaninchens von der Entoblastseite her. Nach E. v. Beneden.

(Wiederkäuer, Schwein), während der Allantoiskreislauf sehr wichtig Functionen übernimmt.

Ueber die Bedeutung des Allantois- und Nabelblasenkreislaufs ist das Nähere im Kapitel über die Eihüllen und bei der Schilderung der Eihäute der einzelnen Typen nachzusehen.

Das spindelförmige, ventral vom Kopfe in der Halsregion gelegene Herz (siehe Fig. 59 *B*) wächst nun rasch in die Länge und krümmt sich, um in der Pleuropericardialhöhle Platz zu finden, Sförmig zusammen (Fig. 64). Der hintere venöse Abschnitt kommt dabei dorsal, der ar-

terielle ventral zu liegen, während sich beide durch eine Einschnü rung, den Ohrcanal oder canalis auricularis (Fig. 132 *A*) gegen einander absetzen und nun als Vorhof (venöser Abschnitt) und Kammer (arterieller Theil) unterschieden werden können (Fig. 60).

Da das Herz gleichzeitig bedeutend an Grösse zunimmt, wölbt es die dünne Brustwand stark vor, schimmert durch dieselbe und liegt scheinbar ausserhalb des Embryo (s. Figg. 60, 63 u. 65).

Sehr bald stülpen sich (s. Fig. 131 bei ×) die Vorhofswände zu den Herzohren aus, welche dann den Truncus arteriosus von der dorsalen Seite her umgreifen und die Kammer bedecken.

Eine über die ventrale zur dorsalen Fläche der anfänglich einheitlichen Herzkammeranlage verlaufende seichte Furche, der Sulcus interventricularis (Fig. 131) markirt äusserlich die Scheidung in eine

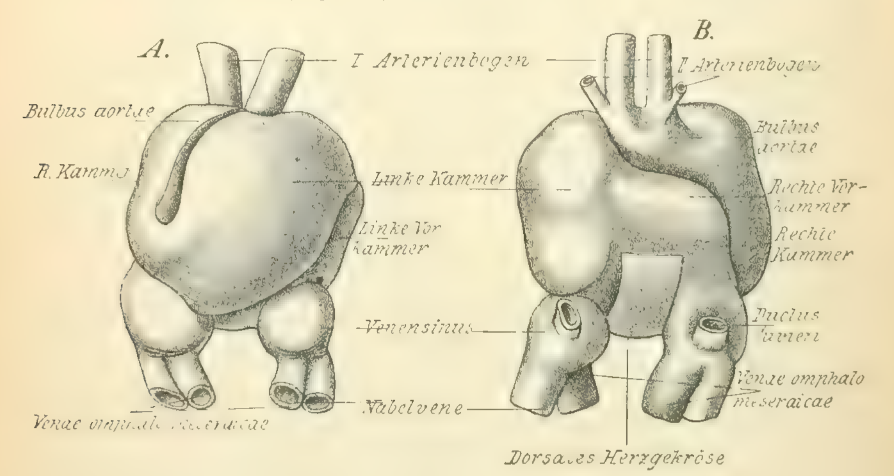


Fig. 130. *A* u. *B*. Modell des Herzens eines Kaninchenembryos von 0,95 *mm* Kopflänge, Vergrösserung $^{60}/_{1}$. Nach Born.

linke und rechte Herzkammer, welch' letztere sich kopfwärts in den erweiterten Anfang des Truncus arteriosus fortsetzt. Diese Stelle heisst jetzt Bulbus arteriosus. Zwischen Bulbus und Kammer liegt eine enge, als Fretum Halleri bekannte Einschnürung, in deren Bereich sich später die Semilunarklappen ausbilden (Fig. 131).

Schon am Sförmig gekrümmten Herzen findet man in der eigentlichen Herzwand Muskelfaserbündel. Das Myocardium verdickt sich dann im Bereiche der Vorhöfe gleichmässig, und wird hier von dem Endothelrohr unmittelbar überkleidet. Im Bereiche der Kammer dagegen lockert sich das Myocardium in eine Menge kleiner Muskelbälkchen auf, welche in den hier noch zwischen Endothelrohr und Myocardium bestehenden Spaltraum vorspringen und sich netzartig miteinander verbinden (s. Fig. 134 *A*). In die zwischen den Bälkchen gelegenen Buchten stülpt sich das Endothel ein und überzieht dann deren Wände und die Bälkchen selbst.

Auf dieser Entwicklungsstufe gleicht das Herz noch dem Zeitlebens nur aus einem venösen Vorhof und einer arteriellen Kammer bestehenden Fischherzen. Die Entwicklung der Lungen führt aber bei allen luftathmenden Thieren zur Theilung des Herzens und des Kreislaufs.

Zuerst bildet sich an der cranialen und dorsalen Wand des Vorhofs eine senkrechte Leiste, die primäre Vorhofscheidewand, welche an Grösse zunehmend als Septum atriorum den Vorhof schliesslich in eine rechte und linke, durch eine Oeffnung, das ovale Loch, mit einander communicirende, Hälfte scheidet (Fig. 132 *A*). In die rechte Hälfte entleeren sich die Omphalomesenterial- und Nabelvenen, sowie die Cuvier'schen Gänge (siehe unter Venensystem), nachdem sie sich vorher zum grossen Sinus venosus oder reuniens verbunden haben, durch eine weite, rechts und links durch eine Klappe flankirte Oeffnung (siehe Fig. 132 *A*).

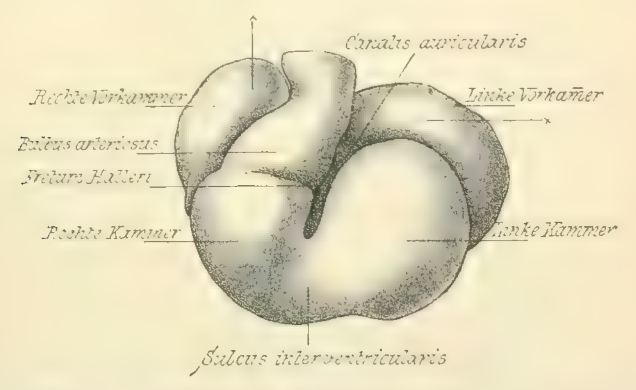


Fig. 131. Modell des Herzens eines Kaninchenembryos von 2,66 *mm* Kopflänge. Vergrösserung $^{60}/_{1}$. Nach Born

In den linken Vorhof mündet nur ein kleines Gefäss, die mit je zwei Wurzeln von je einer der eben in Bildung begriffenen Lungen herkommende Lungenvene.

Die nach abwärts wachsende Vorhofscheidewand scheidet schliesslich auch den Canalis auricularis in zwei Oeffnungen, die rechte und linke Atrioventricularöffnung (Fig. 132 *A* u. *B*).

Bald nach der Vorhofsscheidewand legt sich auch die Kammerscheidewand in Gestalt einer von der caudalen und dorsalen Wand nach der Kammerhöhle zu vorspringenden Falte an. Diese wächst mit ihrem freien nach oben gerichteten Rande gegen den Bulbus arteriosus und die quergestellte, anfänglich mehr in der linken Kammerhälfte gelegene, Atrioventricularöffnung zu, trifft die letztere, nachdem sie mehr nach rechts herübergerückt ist, in der Mitte und verlöthet mit ihren Rändern gerade der Ansatzstelle der Vorhofsscheidewand gegenüber (Fig. 132 *B* und 133). Dadurch ist die Atrioventricularspalte ebenfalls in eine rechte und eine linke Atrioventricularöffnung geschieden worden,

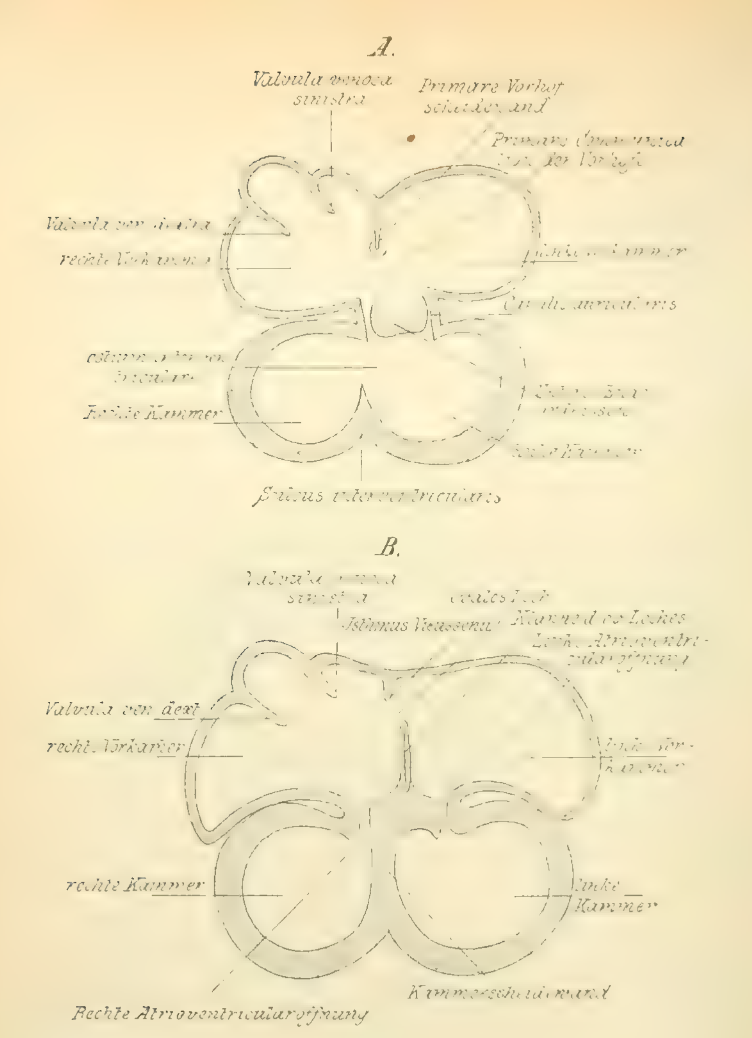


Fig. 132. *A* u. *B*. Zwei Schemata zur Herzbildung. Nach **Born**.
Die Schemata stellen im Allgemeinen schräg vom Kopf und der dorsalen Seite her nach ventralwärts und hinten gerichtete Schnitte durch das aufgerichtete Herz dar, in denen Theile, welche nie in einem und demselben Schnitte sich finden, zusammengerückt sind. Die Schnitte gehen durch die Atrioventricularoffnung, in welche im Schema *A* das untere Endocardkissen eingezeichnet ist. In *B* sind die Endocardkissen verschmolzen gedacht und ist demgemäss die Schnittfläche der verschmolzenen Endocardkissen angedeutet. Diese, sowie die Endocardverdickungen am unteren Ende der primären Vorhofsscheidewand sind heller gehalten als die dunklere Muscularis. Trabeculae carneae etc. sind im Interesse der Deutlichkeit weggelassen. In *A* ist das primäre Vorhofsseptum ausgebildet und noch undurchbrochen; in *B* dagegen unterbrochen und mit den verschmolzenen Endocardkissen verwachsen. Die Atrioventricularöffnungen trennen sich. Der Isthmus Vieussenii bildet sich eben. Das Kammerseptum trennt die Ventrikel und verschmilzt mit dem rechten Höcker des Endocardkissens.

durch welche das Blut aus den Vorhöfen in die linke und rechte Herzkammer geleitet wird (Fig. 132 *B*).

Wulstige, theils von der Scheidewand vorspringende, theils den lateralen Rand der Oeffnungen umsäumende Endocardialverdickungen, die Endocardkissen (Fig. 132 *A* u. 133), umschliessen die anfänglich engen Atrioventricularöffnungen. Aus ihnen geht der den Rand der Atrioventricularklappen bildende »membranöse Randsaum« hervor, verschwindet jedoch bald wieder. Die Atrioventricularklappen selbst

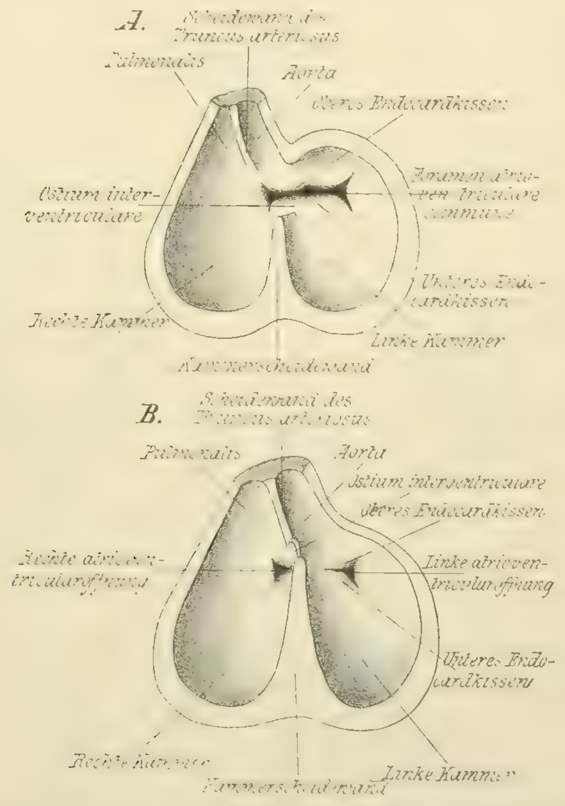


Fig. 133. *A* u. *B*. Schemata, um die Lageverschiebungen des Foramen atrioventriculare und die Trennung der Herzkammern und grossen Arterien zu zeigen. Nach Born.

Die Ventrikel sind halbirt gedacht, man sieht in die dorsale Hälfte hinein, Herzbalken etc. sind weggelassen.

A Herz eines Kaninchenembryos von 3,5—5,8 *mm* Kopflänge *B* Herz von einem Kaninchenembryo von 7,5 *mm* Kopflänge.

bilden sich aus dem im Bereiche der Atrioventricularöffnungen verdickten und spongiösen Myocardium (Fig. 134).

Die spongiöse aus zahlreichen Balken bestehende Muskelwand des Herzens wird nämlich durch Verdickung der Balken und gleichzeitige

Ausfüllung der zwischen diesen gelegenen Buchten und Spalten gegen die Herzoberfläche zu immer dichter, während die Balken gegen die Atrioventricularöffnung zu immer dünner und damit die zwischen ihnen gelegenen Spalten immer weiter werden. Unter Rückbildung der Muskelbalken entstehen endlich aus dem restirenden interstitiellen Bindegewebe sehnige Platten, welche zusammt den an ihrem Insertionsrand befindlichen Endocardwülsten zu den Atrioventricularklappen werden.

Fast bei allen Haussäugethieren, namentlich aber beim Pferde und Rinde finden sich noch mehr oder minder ansehnliche Muskelreste Zeitlebens in den Zipfeln der Atrioventricularklappen vor.

Auch die an der unteren Fläche der Klappen sich ansetzenden Muskelbalken wandeln sich unter Schwund ihrer Muskelfasern in die Sehnenfäden um, und nur ihre am Herzfleische der Kammer befindlichen Enden verdicken und erhalten sich als Papillarmuskeln. Die Buchten und Balken des fertigen Herzens sind Reste des primitiven, grossentheils rückgebildeten Balkennetzes des embryonalen Herzens.

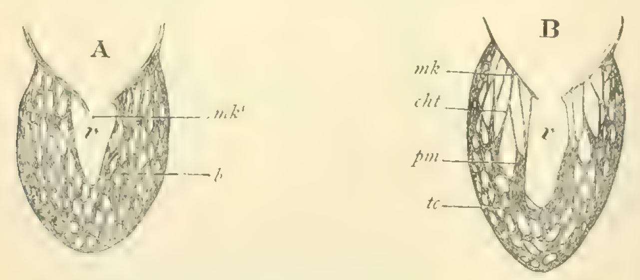


Fig. 134. Schemata zur Entstehung der Atrioventricularklappen. *A* früheres, *B* späteres Stadium. Nach v. Gegenbaur.
mk membranose Klappe, *mk'* ursprünglicher Theil derselben, *cht* Chordae tendineae oder Sehnenfaden, *v* Kammerhohle, *b* Balken, *tc* trabeculae carneae, *pm* Papillarmuskel.

Auch im Truncus arteriosus entsteht in Form zweier mit ihren Kanten verschmelzender und von oben gegen das Herz zu wachsender Leisten eine Scheidewand, welche sich nach abwärts mit der Kammerscheidewand verbindet (Fig. 133). Diese Verbindungsstelle entspricht dem dünnen Septum membranaceum des fertigen Herzens. Aeusserlich wird die durch Bildung dieser Scheidewand vollzogene Trennung des Arterienkegels in Aorta und Lungenarterie durch je eine Längsfurche markirt, welche sich vertieft, endlich beide Gefässe völlig scheidet und die Aorta der linken, die Lungenarterie der rechten Herzkammer zutheilt.

Noch vor dieser Trennung des Truncus arteriosus legen sich in demselben und zwar im Bereiche des Fretum Halleri die Semilunarklappen in Form von vier aus Gallertgewebe bestehenden und mit Endothel überzogenen Wülsten an.

Durch die sich am Truncus arteriosus vollziehende Scheidung werden zwei derselben halbirt (Fig. 135) und so jedem Gefässe je drei Klappen zugetheilt, welche durch Schrumpfung des Gallertgewebes ihre definitive taschenartige Form erhalten.

Die völlige Trennung der am Embryo durch das ovale Loch communicirenden Vorhöfe erfolgt erst mit Eintritt der Lungenathmung nach der Geburt.

Der Sinus reuniens wird noch während des Fötallebens allmählich in die Vorhofswand einbezogen und verschwindet damit als selbstständige Bildung. Die in ihn mündenden grossen Venen haben sich inzwischen in die beiden Hohlvenen und den Sinus coronarius umgebildet und münden jetzt direct in den rechten Vorhof. Von den beiden die Mündung des Sinus reuniens flankirenden Klappen erhält sich nur die rechte, im Bereiche der Mundung der hinteren Hohlvene und des Sinus coronarius gelegene, und sondert sich, beiden Gefässen entsprechend, in die grössere Valvula Eustachii und die kleinere, Valvula Thebesii.

Das gemeinsame Endstück der vier Lungenvenen wird unter bedeutender Ausweitung, ähnlich wie der Sinus reuniens, in die Wand der linken Vorkammer einbezogen, und es münden dann die vier Lungenvenen direct und jede selbstständig in den Vorhof.

Die Klappe des ovalen Lochs entsteht aus einer verdünnten,

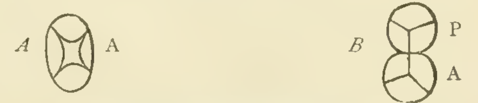


Fig. 135. *A* u. *B*. Schema zur Entwicklung der Aorten- und Pulmonalklappen. Nach v. Gegenbaur.
P = Pulmonalarterie, A = Aorta.

die hintere und untere Grenze des ovalen Lochs bildenden Stelle der Vorhofsscheidewand.

Der wulstige, nach vorn und oben gelegene Rand des ovalen Lochs wird zum Limbus Vieussenii oder dem Wulste des ovalen Lochs.

Der Verschluss des ovalen Lochs tritt nach der Geburt in der unter »embryonaler Kreislauf« geschilderten Weise ein. Die im Faserring des Aortenursprungs bei den Wiederkäuern vorfindlichen Herzknochen entstehen durch eine nach dem ersten Jahre einsetzende Verknöcherung der an dieser Stelle gelegenen »Herzknorpel«.

Sehr complicirt gestaltet sich die Bildung des Zwerchfells und die Scheidung der Pleuropericardialhöhle in Herzbeutel- und Brusthöhle.

Durch die Entwicklung des Herzens ist, wie wir sahen, die Pleuropericardialhöhle erweitert und ihre ventrale Wand beträchtlich vorgewölbt worden. Ihre ursprüngliche Communication mit der Bauchhöhle wird nun durch eine Querfalte, welche das Mündungsstück der Vena omphalomeseraica zum Herzen leitet, und in welcher später sämmtliche in die Sinus venosus des Herzens mündende Venen verlaufen, allmählich eingeengt (Fig. 136). Diese als Septum transversum in querer Richtung die beiden Seitenwandungen des Rumpfes verbindende und

zwischen den Venensinus und dem Magen gelegene Scheidewand hängt ausser mit dem Magen und den Venensinus auch noch mit dem ventralen Gekröse des Darms zusammen. In die dorsale Region des Septum transversum wachsen, wie wir zeigten, die beiden primitiven Leberschläuche vom Duodenum her ein und veranlassen durch Sprossung die Bildung der Lebercylinder. Durch das Einwachsen der Lebercylinder vom ventralen Mesenterium aus in das Septum transversum wird letzteres dicker und zerfällt in zwei Theile, einen dorsalen, die beiden wulstigen Leberlappen einschliessenden und einen ventralen, der als Brücke für die zum Herzen verlaufenden Venen dient und als primäres Zwerchfell bezeichnet wird. Aus der Pleuropericardialhöhle führen jetzt nur mehr zwei enge Canäle, rechts und links von dem durch sein dorsales

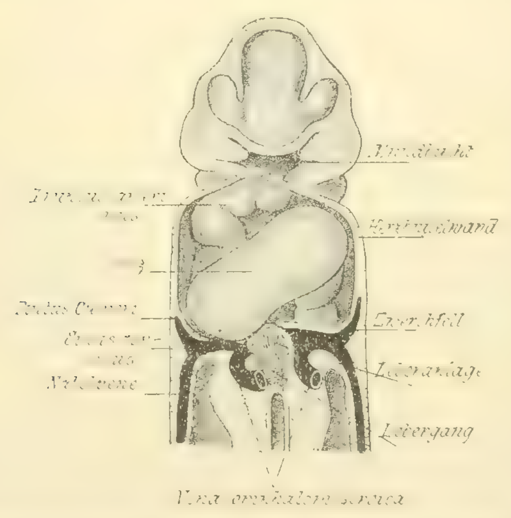


Fig. 136. Frontalconstructionsbild von einem Säugethier (menschlicher Embryo von 2,15 *mm* Nackenlänge). Zur Darstellung der Zwerchfellbildung. Nach His.

Gekröse an der Rumpfwand angehefteten Darmrohr in die Bauchhöhle. In diese Canäle wachsen die aus der ventralen Darmwand hervorsprossenden Lungenanlagen ein, und nun müssen erstere als Brust- oder Pleurahöhlen von dem ventral von ihnen gelegenen, das Herz umschliessenden Raum oder der Herzbeutelhöhle unterschieden werden.

Der Abschluss der Herzbeutelhöhle gegen die dorsal von ihr gelegenen Pleurahöhlen geht parallel einer Wanderung der Cuvier'schen Gänge. Aus der Vereinigung der Jugular- und Cardinalvenen entstanden und beiderseits an der lateralen Rumpfwand ventralwärts zum Septum transversum verlaufend, wölben sie das Brustfell als »Herzbeutelfalte« gegen die Herzbeutelhöhle vor. Diese Herzbeutelfalten werden nun durch die zusammenrückenden Ductus Cuvieri immer mehr nach innen vorgeschoben und damit die Verbindung zwischen der Herzbeutelhöhle

und den beiden Brusthöhlen stetig verengt. Schliesslich erreichen dann die freien Ränder der Falten das Mediastinum dorsale, welches die Speiseröhre enthält und verschmelzen mit ihm. Dadurch sind die Pleurahöhlen von der Herzbeutelhöhle völlig getrennt worden.

Nachdem die Lungenanlagen in die Pleurahöhlen eingewachsen sind und die kopfwärts gewendete Leberflache erreicht haben, vollzieht sich erst die Trennung der Pleurahöhlen von der Bauchhöhle durch Falten, welche von der seitlichen und dorsalen Rumpfwand vorspringen und mit dem Septum transversum verschmelzend den dorsalen Zwerchfelltheil bilden. Der ventrale Theil desselben wird, wie wir sahen, durch das Septum transversum gebildet.

Mangelhafte Vereinigung des dorsalen und ventralen Theils der Zwerchfellanlage auf einer Seite führt zur Bildung einer angebornen Zwerchfellsspalte, durch welche Darmschlingen aus der Bauchhöhle in die Brusthöhle eindringen können (angeborene Zwerchfellshernie).

Die provisorische Wand der Pericardialhöhle wird dadurch in die definitive übergeführt, dass der Ectoblast sich faltenförmig in der Richtung der Pfeile (Fig. 128 *C*) zwischen den Mesoblast und Entoblast einschiebt, bis die Faltenscheitel in der Medianlinie aufeinandertreffen und verschmelzen. Dadurch wird der Entoblast der provisorischen Pericardialhöhlenwand abgehoben, und letztere erhält eine bleibende aus Mesoblast und Ectoblast bestehende Wand.

Mit dem weiteren Wachsthum der Lungen werden die anfänglich engen Pleurahöhlen immer geräumiger, und das Herz mit seinen Gefässstämmen wird mit der Zwerchfellanlage aus seiner ursprünglichen, ventral von der Halsregion gelegenen Bildungsstelle immer mehr caudal verschoben und seiner definitiven Lage näher gerückt. Dadurch, dass sich die Pleurahöhlen auch ventralwärts beträchtlich erweitern, spalten sie die Herzbeutelwand vom lateralen und sternalen Theile der Brustwand und ebenso von der Brustfläche des Zwerchfells ab. Diese Abtrennung des Herzbeutels vom Zwerchfell ist bei den Raubthieren und Schweinen, bei welchen die Herzbeutelbasis bekanntlich mit dem Zwerchfell verwachsen bleibt, eine unvollständige, bei dem Pferde und den Wiederkäuern dagegen eine vollständigere. Vom Sternum wird der Herzbeutel bei keinem Hausthiere gänzlich abgespalten, bleibt vielmehr mit dessen Herzfläche entweder durch straffes Bindegewebe oder durch ein elastisches Band (Fleischfresser) verbunden.

Die anfänglich mit der Leberfläche des Zwerchfells verbundene Leber trennt sich nachträglich bis auf den durch das Kranzband bewerkstelligten Zusammenhang beider ab.

Dadurch, dass in das bindegewebige primitive Zwerchfell von der Rumpfwand aus Muskelfasern einsprossen, wird dessen musculöser Theil gebildet, während der sehnige Theil, wie es scheint, als ein sich erhaltender Rest der primitiven bindegewebigen Anlage aufzufassen ist. Die mit dem Herabrücken des Herzens in die Brusthöhle sich gleichzeitig vollziehende Wanderung des Zwerchfells erklärt den eigenthümlichen

Verlauf des Zwerchfellsnerven, dessen Enden vom herabrückenden Zwerchfell mitgenommen werden.

3. Die Entwicklung der grossen Schlagaderstämme geht vorwiegend vom truncus arteriosus aus, an welchem sich hinter den beiden uns schon bekannten, in die beiden primitiven Aorten führenden Arterienbogen noch fünf weitere ausbilden, sodass also im Ganzen sechs arterielle Bogen angelegt werden. Niemals aber bestehen diese sechs primitiven Arterienbogen in voller Zahl gleichzeitig nebeneinander, denn während die caudalwärts gelegenen entstehen, bilden sich schon die cranialwärts angelegten wieder zurück. Da auch der fünfte in der

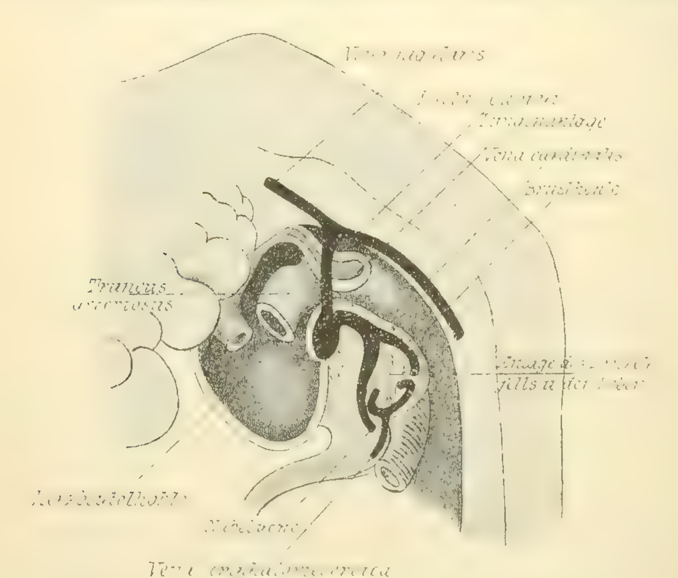


Fig. 137. Sagittalconstruction eines Säugethiers (menschlicher Embryo von 5 *mm* Nackenlänge) zur Darstellung der Zwerchfellbildung. Nach His.

Reihe sehr früh der Rückbildung unterliegt, so entspricht der spätere fünfte eigentlich dem sechsten primitiven Bogen (Fig. 138).

Aus dem bulbus arteriosus entspringend umfassen die Arterienbogen, zum Theil in den Visceralbogen — deren äusserlich sichtbare Zahl bei allen Säugethieren geringer als die der Arterienbogen ist — verlaufend, die Kopfdarmhöhle und vereinigen sich dorsal von dieser zu den beiden primitiven Aorten. Diese rücken sich sehr bald näher und verschmelzen schon früh (siehe Figg. 45 und 101) zu der unpaaren, ventral von der Chorda verlaufenden Aorta.

Das im Bereiche des Kopfes gelegene Gefässgebiet besteht dann (Fig. 138):

1. aus dem Truncus oder Bulbus arteriosus; dieser theilt sich
2. in zwei ventrale Längsstämme, aus denen
3. die sechs primitiven Arterienbogen entspringen, und

4. je zwei dorsalen Längsstämmen, den Aortenwurzeln, welche das Blut aus den Arterienbogen sammeln und in die ventral von der Chorda dorsalis gelegene
5. Aorta leiten.

Zu benachbarten Organen gehen als wichtige Stämme einmal die aus dem Anfange des ersten Bogens entspringende Carotis externa zum Ober- und Unterkiefer, sowie zum Gesicht und Halse, dann die ebenfalls aus dem ersten Bogen, aber an dessen Mündung in das dorsale Längsgefäss abgehende Carotis interna, welche Gehirn und Augapfel (Art. Ophthalmica) versorgt. Ein von der dorsalen Strecke des vierten Bogens entspringender Ast endlich theilt sich in die zum Gehirn und Rückenmark ziehende Vertebralis und die Subclavia für die Brustgliedmassen. Das sechste Bogenpaar entsendet kleine Zweige zu den in Bildung begriffenen Lungen.

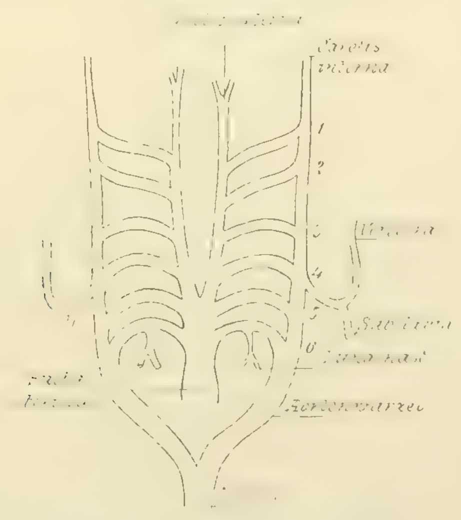


Fig. 138. Schema der Arterienbögen in Dorsalansicht. Nach Boas.

Bei den Wasser athmenden Anamnien verlaufen die Arterienbogen in den Kiemenbogen und lösen sich in das respiratorische Capillarnetz der an denselben sich bildenden Kiemenblättchen auf, aus denen dann das arteriell gewordene Blut in die Aorta fliesst. Bei den Amnioten kommt es zwar noch zur Anlage einer freilich schon beschränkten Zahl von Kiemenbogen, niemals aber zur Entwicklung von Kiemen, und die früh eintretende Rückbildung der Kiemenbogen veranlasst auch Rückbildungen und Umwandlungen der primitiven Arterienbogen, während gleichzeitig deren anfänglich streng symmetrische Anordnung verwischt wird.

Der erste und zweite primitive Arterienbogen schwindet nämlich beiderseits bis auf den zugehörigen, das Blut in die Carotis externa leitenden ventralen Längsstamm (Fig. 139).

Der dritte Bogen bleibt zwar erhalten, verliert jedoch seinen dorsalen Zusammenhang mit dem Dorsalende des vierten, muss demnach sein Blut in die Carotis interna leiten und wird zu deren Anfangsstück, welches sie mit der Carotis externa verbindet (Fig. 139).

Der vierte Bogen erfährt eine assymetrische Ausbildung. Er verliert rechts — der fünfte primitive Arterienbogen ist inzwischen beiderseits vollständig verschwunden — seinen Zusammenhang mit dem Dorsalende des sechsten Bogens und wird zur rechten Schlüsselbeinarterie oder Subclavia. Auf der linken Seite dagegen behält der vierte Bogen einen Zusammenhang mit dem sechsten, beide erweitern sich betrachtlich und bilden zusammen den Arcus Aortae, von welchem nun die linke Schlüsselbeinarterie als Seitenzweig erscheint (Fig. 139) Das kurze, zwischen dem Aortenbogen und der Ursprungsstelle der rechten Carotis communis gelegene Stück des vierten rechten Arterienbogens heisst Truncus anonymus primitivus (Figg. 139 u. 140).

Inzwischen hat sich auch der Bulbus arteriosus in der auf S. 446 beschriebenen Weise der Länge nach geschieden und der ganze Arcus aortae ist dadurch der linken Herzkammer zugetheilt worden und wird von dieser gespeist (siehe Fig. 133 *A* u. *B*).

Vom sechsten Bogen erhalten sich die oben erwähnten beiderseitigen zur Lunge gehenden Gefässe und bilden mit dem zum bulbus arteriosus gehenden ventralen Bogenstück die Lungenarterie oder Pulmonalis, deren Stamm nach der Längsspaltung des Bulbus arteriosus vom rechten Ventrikel sein Blut erhält (Fig. 133). Das rechts gelegene dorsale Stuck des sechsten Bogens bildet sich sammt dem rechten Aortenstamm zurück, das links gelegene dagegen erhält sich und verbindet als Ductus Botalli den Stamm der Lungenarterie mit dem absteigenden Schenkel des Aortenbogens (Fig. 140). Der Stamm der Lungenarterie, welcher aus dem vom bulbus arteriosus abgespaltenen Stücke einerseits und aus je einem kurzen ventralen Stück des sechsten Arterienbogens andererseits hervorging, leitet jedoch, da die Lungen im Embryo noch nicht functioniren, nur eine ganz geringe Blutmenge zur Lunge, während der grösste Theil des aus der rechten Herzkammer in ihn strömenden Blutes durch den Ductus Botalli direct in den Aortenbogen fliesst.

Die durch die Scheidung des anfänglich einheitlichen Herzens eingeleitete Trennung hat somit auch auf die Blutgefässe übergegriffen und damit zur Scheidung des ebenfalls ursprünglich einfachen Kreislaufs in den grossen oder Körperkreislauf und den kleinen oder Lungenkreislauf geführt, welch letzterer jedoch (siehe unter: »Embryonaler Kreislauf«) erst nach der Geburt seine volle Function übernimmt.

Die links gelegenen, zum Aortenbogen umgestalteten Gefässbogenreste übertreffen sehr bald jene der rechten Seite an Grösse, und diese erscheinen dann nur als Seitenäste des Aortenbogens, mit welchem sie nur durch den gemeinsamen in die rechte Carotis communis und Subclavia zerfallenden Stamm, den primitiven truncus anonymus zusammen-

hängen. Die linke Carotis communis und Subclavia erscheinen als directe Zweige des Aortenbogens (Fig. 139 u. 140).

Diese primitiven Verhältnisse erfahren bei allen Haussäugethieren

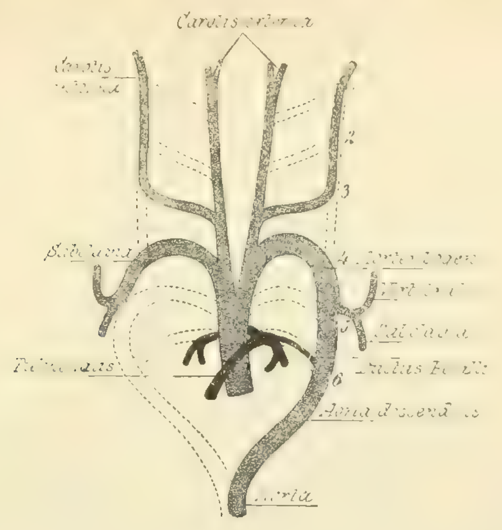


Fig. 139. Schema der Umbildung der Arterienbögen in Ventralansicht.

noch mehr oder minder bedeutende Abänderungen. Dadurch, dass das Herz immer weiter nach rückwärts rückt, werden die beiden Carotiden

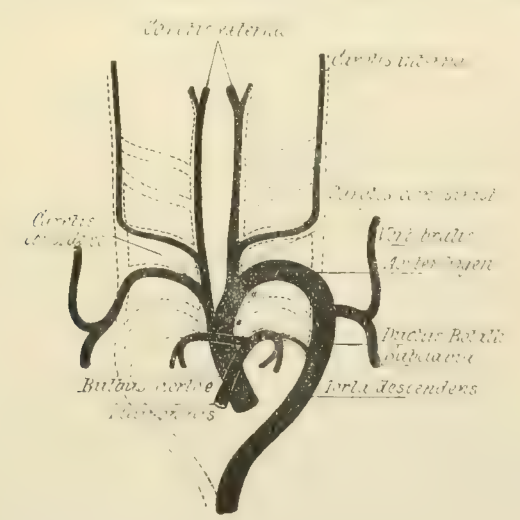


Fig. 140. Schema der weiteren Umbildung der Arterienbögen. Nach Boas. Ventralansicht.

bedeutend länger; der zwischen der Ursprungsstelle der linken Carotis communis und des Truncus anonymus primitivus gelegene Theil des Aortenbogens (Fig. 140 bei *—*) verkürzt sich und schwindet schliess-

lich. Dann fällt der Ursprung der linken Carotis communis und des Truncus anonymus primitivus natürlich zusammen. Indem sich nun der Hals noch mehr verlängert, bildet sich ein neuer gemeinschaftlicher Stamm aus, welcher den primitiven Truncus anonymus, auf den nun die linke Carotis communis hinaufgerückt ist, solange derselbe überhaupt besteht, mit dem Aortenbogen verbindet. Dann verkürzt

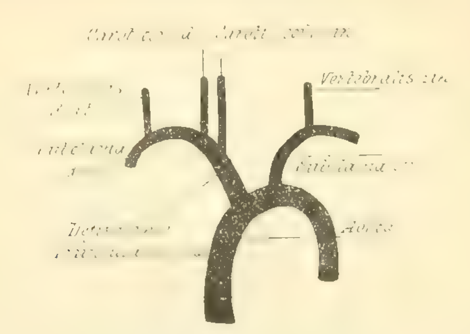


Fig. 141. Definitiver Zustand der grossen Arterienstämme beim Fleischfresser. Nach Rathke. Ventralansicht.

sich der primitive Truncus anonymus, bis beide Carotiden dicht neben einander liegen, während der hinter ihm in den Aortenbogen führende Stamm zum definitiven Truncus anonymus wird. So bleiben dann die Verhältnisse bei den Fleischfressern zeitlebens (Fig. 141).

Beim Schweine wird der definitive Truncus anonymus noch länger und trägt die mit ihren Ursprungsstellen verschmolzenen Ca-

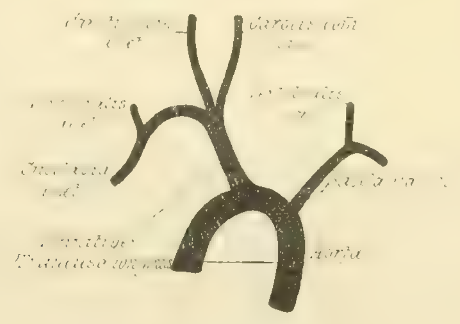


Fig. 142. Definitiver Zustand der grossen Arterienstämme beim Schweine. Nach Rathke. Ventralansicht.

rotiden, sowie die rechte Subclavia. Diese definitiven Verhältnisse sind schon bei Embryonen von ca. $2\frac{1}{2}$ *cm* Länge ausgebildet. Bei den langhalsigen Wiederkäuern und den Equiden (Fig. 143) rückt die linke Subclavia schon sehr früh nach der linken Carotis communis hin und verschmilzt mit ihr, noch ehe die linke Carotis communis und der primitive Truncus anonymus mit einander verschmelzen. Die beiden Carotiden vereinigen sich zu einem bei den Wiederkäuern

kurzen, beim Pferde längeren Carotidenstamm. Schliesslich wächst dann aus dem Aortenbogen, nachdem die drei zu einer bestimmten Zeit von ihm ausgehenden Gefässstämme dicht zusammengerückt und theilweise mit ihren Ursprüngen mit einander verschmolzen sind, ein bedeutender gemeinschaftlicher Stamm hervor, die »vordere Aorta« (Fig. 143).

Die gewöhnlichen Abweichungen in der Anordnung der grossen Gefässe von dem gegebenen Schema beruhen auf Hemmungsbildungen. So z. B. das ausnahmsweise Fehlen der vorderen Aorta bei Wiederkäuern, in welchem Falle dann die beiden Carotiden getrennt entspringen; oder das Getrenntbleiben der Carotiden beim Schweine.

Durch die Wanderung des Herzens nach rückwärts wird der rechts die Subclavia, links den Aortenbogen schlingenförmig umgreifende untere Kehlkopfnerv bis in die Brusthöhle in caudaler Richtung von den Gefässen mitgenommen und hierdurch sein auffallender Verlauf verständlich.

Als Seitenäste der Aorta treten sehr früh die beiden unpaaren

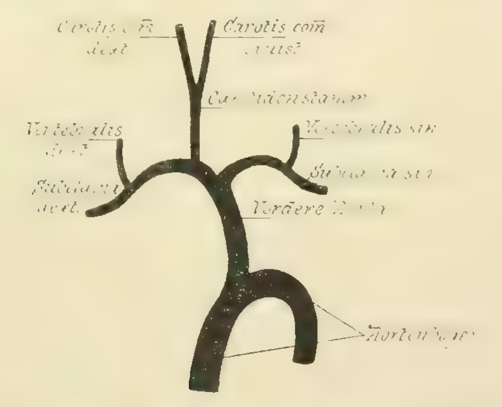


Fig. 143. Definitiver Zustand der grossen Arterienstämme beim Wiederkäuer und Pferde. Ventralansicht.

Art. mesaraicae (eine anterior und eine posterior) und die aus den Enden der primitiven Aorten hervorgehenden, durch den Leibesnabel zur Allantois verlaufenden Nabelarterien auf. Während ihres Verlaufes durch das Becken geben die Nabelarterien die anfangs recht unscheinbaren Iliacae externae zu den Anlagen der Beckengliedmassen ab, mit deren weiterer Ausbildung auch diese Gefässe sich weiter entwickeln und ebenso ihre Fortsetzungen die Art. femorales. Die nach Abgabe der Nabelarterien nur als schwaches Gefässchen vorhandene Aorta reicht bis zum Caudalende der Wirbelsäure und wird dann Schweifaorta genannt.

Die anfänglich zahlreichen Nabelblasenarterien entspringen nach Verschmelzung der primitiven Aorten natürlich aus der einfachen definitiven Aorta, bilden sich aber später bis auf zwei zurück, deren rechte endlich allein übrig bleibt und das Blut auf die Nabelblase leitet. Die als anfänglich ganz kleines Aestchen von dieser entspringende Art.

meseraica wird weiter wachsend zur Hauptarterie und bildet sich in die Art. meseraica anterior um.

4. Die erste Anlage des Venensystems ist eine bilateral symmetrische und wird erst durch ungleiche Entwicklung auf beiden Seiten und das Auftreten neuer assymmetrischer Bahnen in den späteren Zustand umgebildet.

Die ersten grösseren Venen entstehen auf der Nabelblase und leiten als Omphalomesenterialvenen das Blut aus deren Gefässnetz zum venösen Herzende (Fig. 129 u. 137).

Die fortschreitende Abgliederung der Nabelblase vom amniogenen Chorion, welcher (mit Ausnahme der Fleischfresser und des Pferdes) eine rasche Rückbildung der Nabelblase folgt, führt auch bald zu einer relativen Reduction der Nabelblasenvenen, welche nun als zwei durch Anastomosen verbundene Stämmchen in cranialer Richtung den Darm entlang ziehen.

Auf der parallel der Rückbildung der Nabelblase weiter wachsenden Allantois erscheinen entsprechend den beiden Nabelarterien zwei Nabelvenen, welche in den Rändern der noch klaffenden Leibeswand als starke Stämme ebenfalls zum venösen Herzende verlaufen (siehe Fig. 45) und sich mit den Omphalomesenterialvenen zum Sinus venosus verbinden (Fig. 130).

Im Embryo selbst sammelt die inzwischen beiderseits entstandene und dorsal von den Visceralbogen herzwärts verlaufende primitive Jugularvene das Blut aus der Kopfregion, verlängert sich mit zunehmender Ausbildung des Halses und nimmt in der Herzgegend jederseits eine das Blut aus der dorsalen Rumpfwand und Urniere sammelnde Cardinalvene (Fig. 45 u. 137) auf.

Der aus der Verbindung der Cardinal- und Iugularvene beiderseits entstandene, ebenfalls in den Sinus venosus mündende Stamm heisst Ductus Cuvieri (Fig. 137); er wird später in die rechte und linke vordere Hohlvene umgewandelt.

Die hintere Hohlvene entsteht aus einem rechts von der Aorta und zwischen den beiden Urnieren auftretenden, anfangs sehr schwachen Gefässchen, welches sich schweifwärts mit den Cardinalvenen durch seitliche Anastomosen verbindet, herzwärts dagegen sich ebenfalls in den Venensinus ergiesst. Später wird der anfänglich im Septum transversum gelegene Venensinus (siehe Fig. 130*A* und *B*) in die Vorhofswand einbezogen; dann münden die sämmtlichen in ihn führenden Venen direct in den Vorhof.

Durch die der Rückbildung der Nabelblase entsprechende Rückbildung der Nabelblasengefässe erhalten sich von den Omphalomesenterialvenen nur die das Blut aus dem Darme ableitenden Stämme, welche von der inzwischen im Septum transversum in Entwicklung begriffenen Leber in Gestalt der Lebergänge umfasst werden (siehe Fig. 137). Die Omphalomesenterialvenen hängen an dieser Stelle durch eine Anastomose zusammen und senden Blutgefässe, die Venae

hepaticae adventes, welche sich zwischen den Lebercylindern verästeln, in die Leber hinein. Aus dem durch sie gebildeten Capillarnetz leiten am dorsalen Leberrande die Venae hepaticae revehentes das Blut in das in den Herzvorhof mündende Ende der Nabelblasenvenen zurück. Das zwischen den Abgangsstellen der Venae advehentes

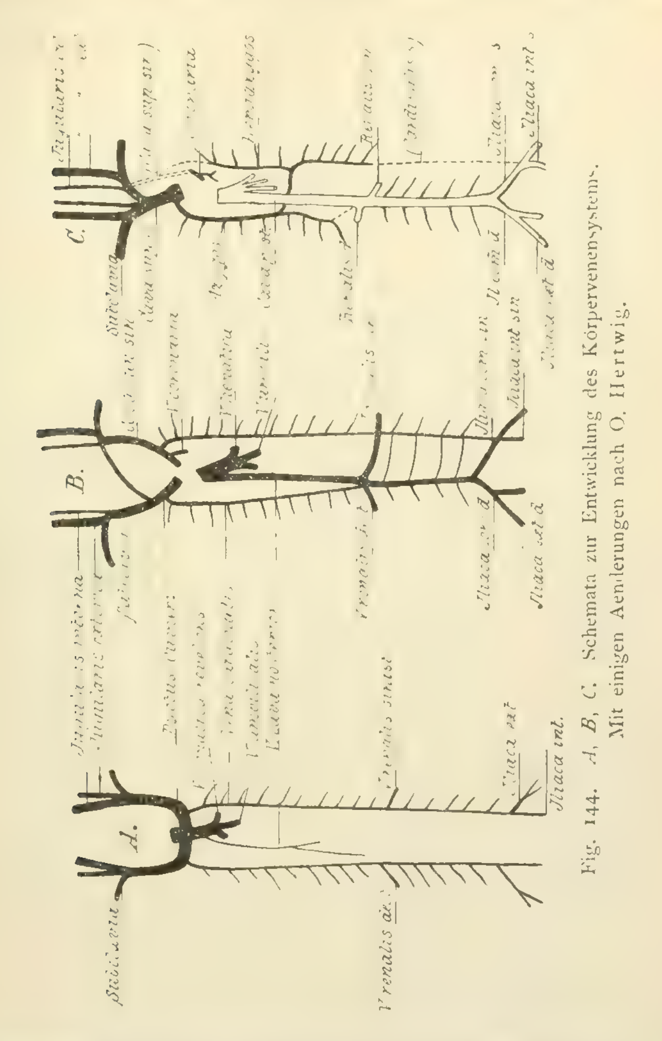


Fig. 144. *A, B, C.* Schemata zur Entwicklung des Körpervenensystems. Mit einigen Aenderungen nach O. Hertwig.

und revehentes gelegene Stück der Omphalomesenterialvenen verödet allmählich, da alles Blut der Nabelblasenvenen für den Leberkreislauf verwendet wird. So lange die Leber klein ist, genügt diese Art ihrer Blutversorgung. Wenn aber die Nabelblase schwindet, bedarf die bedeutend heranwachsende Leber neuer Blutzufuhr, welche nun seitens der Nabelvenen übernommen wird. Die beiden Nabelvenen verlaufen

anfänglich, vom Nabelstrang durch den Leibesnabel eintretend, median an der Innenfläche der Bauchwand, nehmen aus derselben Zweige auf und treten dorsal von der Leberanlage in den Venensinus. Später liegt aber das Endstück der nun einfachen Nabelvene auf der Magenfläche der Leber. Dieses auffallende Verhältniss erklärt sich folgendermassen: Die rechte Nabelvene verkümmert und wird zu einer unbedeutenden Vene der Bauchwand. Die linke dagegen geht im Septum transversum Verbindungen mit benachbarten Venen ein, deren eine an der Magenfläche der Leber einen Theil des Nabelvenenblutes durch die Venae advehentes in die Leber leitet und sich so am Leberkreislauf betheiligt. Diese Anastomose wird bald zu einer Hauptbahn, durch w lche das mit dem Blute der Nabelblasenvene gemischte Nabelvenenblut aus der Allantois durch die Leber und durch das Endstück der Nabelblasenvene in den Vorhof fliesst, während sich das Vorhofsstück der Nabelvene zurückbildet. Während einer bestimmten Periode muss demnach die gesammte Blutmasse der Allantois auf dem Weg zum Herzen die Leber passiren; nur bei gewissen Thieren kann sich noch nebenher eine directe Abflussbahn zur hinteren Hohlvene in Form des Ductus Arantii ausbilden, welche bei Wiederkäuern und Fleischfressern aus einer Anastomose zwischen der Nabelvene und dem Herzende der Vena cava posterior an der Magenfläche der Leber hervorgeht (siehe unter: »Embryonaler Kreislauf«).

Die Pfortader verdankt ihre Entstehung den beiden Omphalomesenterialvenen, welche an der Strecke, wo sie zur Leber treten, sich durch Anastomosen verbinden und durch einseitige Ausbildung gewisser Anastomosen und Rückbildung anderer einen einheitlichen Stamm bilden, der zuerst links ums Duodenum nach hinten zieht und dann auf dessen rechter Seite wieder hervorkommt. Die Pfortader sammelt also theils das Blut der Nabelblase, theils in Gestalt der Vena meseraica das des Darmes und seiner Anhangsdrüsen. Letztere nach Rückbildung der Nabelblase immer ergiebiger werdende Blutbahn functionirt, nachdem durch die Geburt die Blutzufuhr durch die Nabelvene zur Leber unterbrochen worden ist, zeitlebens.

Die Cardinalvenen (Fig. 145 *A* u. *B*) sind die Sammelgefässe für die hintere Körperhälfte; sie sammeln das Blut aus den Urnieren und der dorsalen Rumpfwand, und nehmen aus der Beckenhöhle die Venae hypogastricae, von den Beckengliedmassen die Venae iliacae externae resp. Femorales auf, bis die Vena cava posterior an ihrer Stelle ihre ausgedehnte Function übernimmt.

Die Vena cava posterior entsteht aus zwei ihrem Ursprunge nach verschiedenen Strecken (siehe Fig. 145 *B*). Die kürzere vordere Strecke tritt rechts von der Aorta, wie wir sahen, zwischen beiden Urnieren auf; die hintere geht aus der Umbildung des hinteren Theils der rechten Cardinalvene hervor. Der selbstständig entwickelte vordere Theil der hinteren Hohlvene anastomosirt bald nach seinem Auftreten in der Gegend der Nierenvene durch Queräste mit beiden Cardinal-

venen, nimmt beträchtlich an Weite zu und wird Hauptbahn. Von den hinteren Abschnitten der beiden Cardinalvenen bildet sich der linke zurück, der rechte bleibt allein bestehen. Der Grund dieser Rückbildung liegt in einer im Becken auftretenden Anastomose, die das Blut aus der linken Hypogastrica, der linken Iliaca externa und der linken

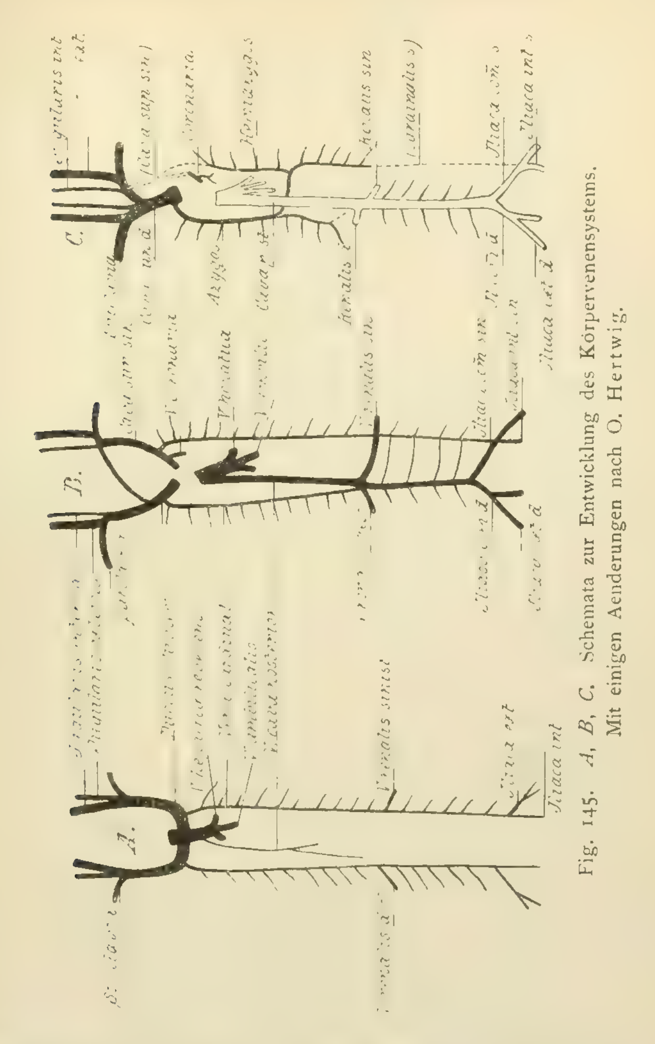


Fig. 145. *A*, *B*, *C*. Schemata zur Entwicklung des Körpervenensystems. Mit einigen Aenderungen nach O. Hertwig.

Femoralis auf die rechte Seite hinüberbringt, und die so zur Vena iliaca communis sinistra wird. Durch ihre Ausbildung wird das zwischen der linken Nierenvene und dem Becken gelegene Stück der linken Cardinalvene functionslos und verschwindet mit Rückbildung der Urniere (Fig. 145 *C*).

Die rechte Cardinalvene ist dagegen zur Fortsetzung der hinteren

Hohlvene geworden und liefert den zwischen der rechten Nierenvene und der rechten Iliaca communis gelegenen Theil derselben.

Die vor den beiden Nierenvenen gelegenen Strecken beider Cardinalvenen nehmen die Intercostalvenen auf und bleiben als Vena azygos und hemiazygos bestehen, welche durch eine weiter ausgebildete anfänglich unbedeutende Anastomose in der Weise verbunden sind, dass die hemiazygos ihr Blut quer über die Wirbelsäule in die rechts gelegene azygos ergiesst (Fig. 145 *C*), ein Verhaltniss, das sich beim Wiederkäuer in mindestens einem Drittel der Fälle umkehrt.

Die beiden primitiven Jugularvenen sammeln das Blut nicht nur aus dem Kopfe, sondern auch durch einen in der Schlafengegend durch den »Schläfengang« oder Canalis temporalis verlaufenden Ast aus dem Gehirne. Dieser Ast wird, mit häufiger Ausnahme des Pferdes, zu der bei allen unseren Haussäugern stärker entwickelten Jugularis externa. Die tiefer verlaufende, am foramen jugulare beginnende Jugularis interna bleibt schwächer. Das gemeinschaftliche Ende beider Jugularvenen nimmt die venöse Abflussbahn der inzwischen heranwachsenden Brustgliedmassen, die rechte und linke Vena subclavia auf.

In die Jugularvenen münden aber auch noch die Venen des Halses. Mit dem Wachsthum der dem Jugularvenengebiete zugehörigen Körperregionen übertreffen erstere bald die sich mit ihnen vereinigenden Cardinalvenen und heissen dann von der Einmündungsstelle der Vena subclavia an bis zu ihrem Eintritt in den rechten Vorhof vordere Hohlvenen. Jede der beiden vorderen Hohlvenen entsteht also aus einem Stück der primitiven Vena jugularis und dem Ductus Cuvieri (Fig. 145 *C*).

Die rechte vordere Hohlvene zieht gerade zum rechten Vorhof, die linke schwächere läuft um die dorsale Wand des linken Vorhofs in der Querfurche des Herzens zum rechten Vorhofe und nimmt während dieses Verlaufs die Herzvenen auf. Zwischen beiden Hohlvenen entsteht ein Venengeflecht, in welchem sich ein beide Hohlvenen miteinander verbindender Querast besonders entwickelt. Durch ihn fliesst dann das Blut der linken vorderen Hohlvene mehr und mehr der rechten zu, und die zum Herzen verlaufende Strecke der linken vorderen Hohlvene nimmt in gleichem Maasse ab, als dieses Verbindungsgefäss sich ausbildet. Nur der im Sulcus coronarius verlaufende Theil der linken Cava anterior, in welchen die Herzvenen münden, bleibt als Sinus coronarius bestehen. Schliesslich führt die rechte vordere Hohlvene als einziger Sammelstamm das Blut aus dem Kopfe, Halse und den Brustgliedmassen in die rechte Herzvorkammer zurück.

5. Brutstätten der zelligen Elemente des Blutes und der Lymphe. Lymphknoten.

Die im Blute und der Lymphe circulirenden Zellen (rothe Blutzellen, weisse Blutzellen, Lymphzellen, Leucocyten) gehen massenhaft zu Grunde. Für ihren Ersatz ist in ausgiebiger Weise gesorgt. Als

Ort der Bildung rother Blutzellen wird beim Embryo — abgesehen vom Gefässendothel — die Leber, die Milz, nach einigen auch die Placenta, nach der Geburt jedoch ausschliesslich das rothe Knochenmark angesehen. Die rothen Blutzellen sollen in letzterem aus »Hamatoblasten«, kernhaltigen Zellen, welche durch indirecte Theilung die rothen Blutzellen liefern, entstehen, und sehr bald durch Kernverlust zu den bekannten biconcaven Scheiben werden.

Die Leucocyten (Lymphzellen, weisse Blutzellen, Wanderzellen etc.) entstehen, wie es scheint, insgesammt da, wo reticuläres Bindegewebe vorkommt, und zwar entweder in diffuser Weise durch Theilung der fixen Zellen dieses Gewebes (z. B. Uterinschleimhaut, Schleimhaut des Verdauungscanals) oder an umschriebenen knötchenförmigen Brutstätten aus dem »Keimcentrum«, d. h. fixen im Inneren des bindegewebigen Knötchens gelegenen und in reger Theilung begriffenen Bindegewebszellen. Solche Knötchen treten entweder vereinzelt, solitäre Lymphknötchen, oder in Gruppen, agminirte Lymphknötchen (oder Peyer'sche Haufen) auf oder es können endlich ganze Complexe derselben zu grösseren oder kleineren Knoten in einer gemeinschaftlichen Kapsel eingeschlossen werden, zusammengesetzte Lymphknoten (fälschlich Lymph-»Drüsen«).

Sämmtliche Productionsstätten für Leucocyten, vielleicht nur mit Ausnahme gewisser solitärer Lymphknötchen, sind in den Verlauf von Lymphgefässen eingeschaltet und mischen die von ihnen producirten Leucocyten grösstentheils dem Lymphstrome bei.

Die Lymphgefässe entwickeln sich aus Spalträumen im Mesenchym, welche entweder nur eine Endothelwand (Lymphcapillaren) oder noch eine schwache Muscularis und bindegewebige Adventitia erhalten (gröbere Lymphstämme).

Die zusammengesetzten Lymphknoten gehen aus einem kernreichen, die Wandung von Lymphräumen bildenden Mesenchym hervor, durch dessen Wucherung die Lichtung der Lymphräume unregelmässig und bald von Trabekeln durchzogen wird. Der den Rest der Lymphräume enthaltende Theil der Lymphknotenanlage wird zur Pforte oder zum Hilus; die verdickte Wand bildet das Material für die in derselben entstehenden einzelnen Lymphknötchen und die bindegewebige, das gesammte Organ umschliessende, Kapsel. Sehr bald beginnt im Centrum der einzelnen Knötchen die Leucocytenproduction, während gleichzeitig das ganze Organ erheblich wächst.

Die Milz entsteht aus einer Epithelverdickung am Mesogastrium, die anfangs ohne scharfe Grenze in das Epithel der Serosa des Magens übergeht (siehe Figg. 105 und 107). Diese Epithelverdickung schichtet sich, Blutgefässe wachsen in sie herein, und die ganze Organanlage schnürt sich mehr und mehr ab, bleibt aber mit dem Mesogastrium oder später dem grossen Netze in Zusammenhang. Ihr Gewebe differenzirt sich in ein bindegewebiges, von musculösen Trabekeln durchzogenes, gefässreiches Gerüstwerk, in dessen Maschen dann die Milz-

pulpa liegt. An gewissen Stellen fallen rundliche Kernanhäufungen, die ersten Anlagen von solitären Lymphknötchen (Malpighischen Körperchen) auf, und beim Rindsembryo von 10 *cm* Länge finden sich schon alle in der fertigen Milz vorhandenen Elemente vor.

XIII. Kapitel: Entwicklung des Skeletsystems.

Am Skelet der Wirbelthiere unterscheidet man:

1. das Achsen- oder Rumpfskelet und
2. das Skelet der Gliedmassen.

1. Entwicklung des Rumpfskelets.

Als Vorläufer eines Achsenskelets tritt die Chorda dorsalis auf. Mit dem anfänglich unsegmentirten, später segmentirten, axialen Mesenchym bildet sie die Grundlage für das häutige, knorpelige und

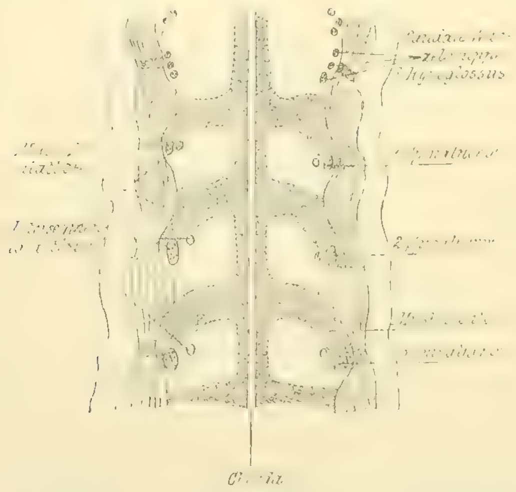


Fig. 146. Frontalprojection aus der Schnittserie durch einen Rindsembryo von 8,8 *mm* Länge, also etwa der Figur 65 vom Schafe entsprechend. Vergrösserung ca. $^{30}/_{1}$. Nach Froriep.

knöcherne Rumpfskelet, Entwicklungszustände, welche man auch als primäres, secundäres und tertiäres Skelet bezeichnen könnte.

Bei den Vorläufern der Wirbelthiere, den Chordoniern, functionirt die Chorda Zeitlebens bestehend als einziges und wesentliches Stützorgan des Rumpfes, tritt aber bei den höheren Wirbelthieren im Vergleich zu den Fischen schon in wesentlich reducirtem Caliber auf und bildet sich mit Ausnahme bestimmter Regionen völlig zurück. Die zwischen den primitiven Aorten und dem Medullarrohr gelegene und von den Ursegmenten flankirte Chorda (Figg. 49 u. 53) scheidet eine structurlose helle Scheide, die Chordascheide, aus und wird sehr bald nach der »Auflösung« der Ursegmente in die Cutisplatte, Muskelplatte und das axiale Mesenchym von letzterem umwachsen. Dasselbe bildet nun eine continuir-

liche Hülle um die Chorda, umwächst dorsalwärts auch das Medullarrohr und liefert das Material für die spätere Wirbelsäule und den Schädel.

Nur die bindegewebigen Ligamenta intermuscularia zwischen den

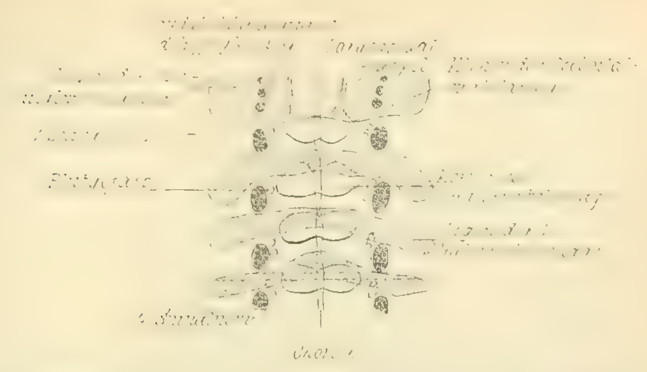


Fig. 147. Frontalprojection aus der Schnittserie durch einen Rindsembryo von 12,0 *mm* Länge. Vergrösserung ca. $^{15}/_{1}$. Nach Froriep.
Knorpeltheile weiss, Bindegewebe punctirt. Spinalnerven und Gefässe im Frontalschnitt.

Muskelplatten (Fig. 146), die Wurzeln der Spinalnerven und die Intersegmentalarterien deuten jetzt noch auf die ursprügliche, schärfer ausgeprägte Segmentirung hin. Durch die aus dichterem Bindegewebe be-

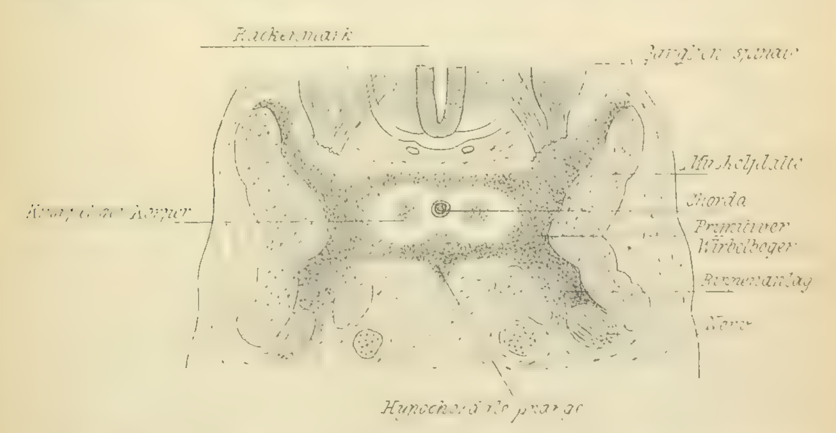


Fig. 148. Querschnitt durch die 3. Halswirbelanlage eines Rindsembryo von 12,0 *mm*. Vergrösserung $^{25}/_{1}$. Nach Froriep.

stehenden Muskelsepten ist das gesammte axiale Skelet mit den Muskelplatten in Verbindung gebracht (Rindsembryonen von 8—10 *mm*).

Aus den Muskelsepten entstehen die bindegewebigen primitiven Wirbelbogen, welche anfänglich die Chorda völlig umhüllen, sodass

an jedem primitiven Wirbelbogen ein dorsales (der spätere Neuralbogen) und ein an der ventralen Chordafläche gelegenes Bogenstück, die hypochordale Spange, unterschieden werden kann. Ein drittes seitliches viscerales Bogenstuck ist die primitive Rippenanlage (Fig. 148).

Die primitiven Wirbelbogen bilden um diese Zeit ausschliesslich ein Stützorgan für die Muskelplatten, aber noch kein Schutzorgan für das Medullarrohr. Auch besitzt die primitive oder häutige Wirbelsäule noch keine Wirbelkörper.

Die Bogenanlage ist somit die erste vom späteren Wirbel auftretende Bildung, und der Wirbelkörper tritt secundar und selbstständig neben den Bogen auf.

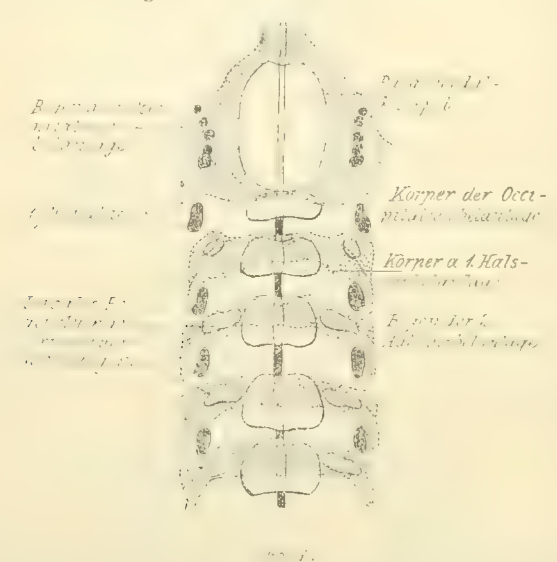


Fig. 149. Frontalprojection aus der Schnittserie durch einen Rindsembryo von 17,0 *mm*. Dorsalansicht. Vergrosserung ca. $^{15}/_{1}$. Nach Froriep. Bindegewebe punctirt, Knorpel weiss.

Aus dem perichordalen Theile des primitiven Wirbelbogens wird ligamentum intervertebrale, aus seinem lateralen Theil dagegen der definitive Bogen. Die Wirbelkörper bilden sich in dem zwischen je zwei primitiven Wirbelbogen gelegenen und theilweise von ihnen umfassten Gebiete durch Auftreten von paarigen, zu beiden Seiten der Chorda gelegenen Knorpelheerden (siehe Fig. 148).

Die Gestalt des fertig angelegten knorpeligen Wirbelkörpers ist nicht einfach cylindrisch, sondern kopfwärts, soweit er mit der hypochordalen Spange und den Bogenhälften in Berührung steht, zapfenartig verjüngt. Der primitive Wirbelbogen umfasst den zapfenartigen Theil des Körpers in ähnlicher Weise, wie am fertigen Skelet der Atlas den Zahn des Epistropheus.

Die Verknorpelung des Bogens vollzieht sich an Ort und Stelle unabhängig vom Wirbelkörper, während die primitive Rippenanlage noch bindegewebig bleibt. Die Ausbildung des definitiven Zustandes (Rindsembryonen von 20—22 *cm*) markirt sich durch Rückbildungserscheinungen an der Chorda, die zuerst im Gebiete der späteren ligamenta intervertebralia Einschnürungen zeigt, mit denen in regelmässiger Folge Anschwellungen in der Mitte der Wirbelkörper abwechseln (siehe Fig. 149). Bei der später auftretenden Verknöcherung des Wirbelkörpers wird dagegen die in der Mitte des Wirbelkörpers gelegene Chordamasse sammt Scheide zum Verschwinden gebracht, während sie zwischen je zwei Wirbelkörpern wuchert und als Gallertkern der Intervertebralscheiben zeitlebens bestehen bleibt.

Die inzwischen verknorpelten Wirbelbogen verschmelzen mit dem Wirbelkörper und bilden die Seitentheile des nunmehr einheitlichen, aber dorsal noch offenen Knorpelwirbels. Die hypochordale Spange bildet sich zurück und verschwindet spurlos. Die nicht verknorpelten Theile der Wirbelsäulenanlage werden zu Bandern der Wirbelsäule.

Der junge Knorpelwirbel ist anfangs nur im Bereiche des Körpers durch die an seinem Kopfende sich bildende Zwischenwirbelscheibe fester mit dem cranial vor ihm gebildeten Nachbarwirbel verbunden. An den Stellen, wo die primitive Rippenanlage sich zu einer gelenkig mit der Wirbelsäule verbundenen Rippe umbildet (Thorax), wird der Rand dieser Bandscheibe zum ligamentum interarticulare des Rippenköpfchens.

Das dorsale Bogenstück verdickt sich an seinem caudalen Rande zur Bildung der Gelenkfortsätze und verbindet sich zuerst durch Bandmasse, dann gelenkig mit den Nachbarwirbeln. Die Gelenkfortsätze bilden längere Zeit das dorsale Ende des unvollständigen Neuralbogens, und die von ihnen gestützte Musculatur liegt grösstentheils lateral vom Wirbelbogen, ein Verhältniss, das bei der als Hemmungsbildung mitunter auftretenden Spina bifida oder dorsalen Wirbelspalte bestehen bleibt, während normalerweise sich die Bogenschenkel allmählich über dem Medullarrohr ringförmig schliessen.

Ehe dies jedoch geschieht, hat die Verknöcherung der so entstandenen Knorpelwirbelsäule schon betrachtliche Fortschritte gemacht.

Die primitiven Anlagen der beiden ersten Halswirbel unterscheiden sich, abgesehen von einem stärkeren Breitenwachsthum des ersten gegenüber einem stärkeren Längenwachsthum des zweiten, in keiner Weise von denen anderer Wirbel. Zu einem Drehwirbel wird der erste Halswirbel dadurch, dass seine hypochordale Spange bestehen bleibt, verknorpelt und durch Vereinigung mit dem dorsalen Bogenstück einen einheitlich die Chorda und das Rückenmark umfassenden Ring bildet. Gleichzeitig verbreitert sich der caudale Theil des ersten Wirbelkörpers zur Bildung eines stark vorspringenden »Gesimses«, während sich der craniale Theil zu einem conischen, an seinem ventralen

und lateralen Theil vom Gesimse umgebenen Zapfen verjüngt. In die so um den Körper entstandene, halbkreisförmig verlaufende Hohlkehle passt die verknorpelte hypochordale Spange, welche, kurz gesagt, zum ventralen Atlasbogen wird (Fig. 150). Die vom zweiten Halswirbel gebildete hypochordale Spange schwindet frühzeitig. Der anfänglich nur durch eine Bandscheibe mit dem Körper des zweiten Halswirbels verbundene Körper des ersten Halswirbels löst sich von seinem Bogen los und verschmilzt mit dem zweiten Halswirbel zum einheitlichen knorpeligen Epistropheus.

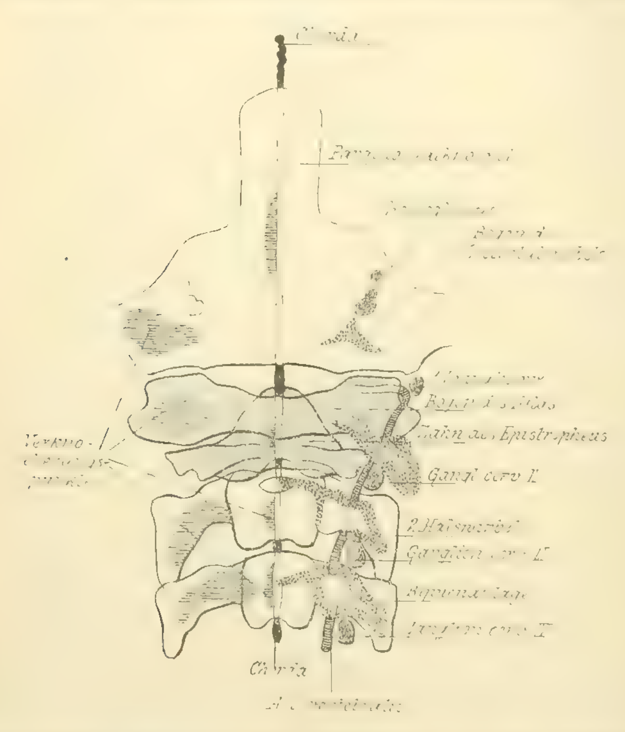


Fig. 150. Frontalprojection aus der Schnittserie von einem Rindsembryo von 22,5 *mm*. Vergrösserung ca. $^{15}/_{1}$. Nach Froriep. Ventralansicht. Linkerseits sind die Rippenanlagen und Spangenreste weggelassen und durch horizontale Striche die Verknöcherungszonen eingetragen. Rechterseits Rippenbogen punktirt und die Lage der Nerven und der Arteria vertebralis angegeben. Die Anlage des ersten Halswirbels ist dunkel gehalten.

Das ganze zwischen Atlas und Epistropheus gelegene Gelenk ist somit innerhalb der ersten Halswirbelanlage entstanden.

Die den »Zahn« des Atlas durchsetzende Chorda wird nebst umgebenden Bindegewebstheilen Ligamentum suspensorium; die übrigen Hilfsbänder sind Reste der bindegewebigen Wirbelsäule.

Auch die Kreuzbeinwirbel legen sich getrennt an, bilden aber durch ihre gabelig getheilten (Pferd) oder ganz kurzen (Schwein) Dornfortsätze schon den Uebergang zu den noch rudimentäreren und an

Zahl selbst für ein und dieselbe Thierart nach der Rasse sehr wechselnden Schweifwirbeln, deren Neuralbogen der Mehrzahl nach offen bleiben, während an ihnen (Rind, manche Hunderassen) Hämalbogen auftreten können. Die letzten 2—3 Schweifwirbel bilden vielfach ein einheitliches, von der Chorda durchzogenes, an die Verhältnisse an der Schweifwirbelsäule bei den Vögeln erinnerndes, Urostyl und führen den Beweis, dass die Schweifwirbelsäule einer in caudocranialer Richtung fortschreitenden Rückbildung unterliegt (siehe auch S. 367).

Zum Achsenskelet müssen auch noch die, der lateralen und ventralen Rumpfwand als Stütze dienenden, visceralen Bogen, die Rippen und das Brustbein gerechnet werden.

Die Rippen entwickeln sich durch selbstständige Verknorpelung der zwischen den Muskelsegmenten der Körperseitenplatten gelegenen bindegewebigen Muskelsepten. Die Verknorpelung derselben beginnt zuerst in der Nähe der Wirbelkörper, aber unabhängig von ihnen im Bereiche der primitiven Rippenanlage und schreitet von da rasch ventralwärts vor. So entstehen nur durch Bandmasse, nämlich die Reste der häutigen primitiven Rippenanlagen, mit den Knorpelwirbeln verbundene Spangen, die Knorpelrippen.

Principiell gehört, wie der Befund an niederen Wirbelthieren zeigt, zu jedem Wirbel eine paarige Rippenanlage, die sich aber bei den höheren Thieren, wenn auch in frühen Entwicklungsstadien angelegt, doch sehr ungleich ausbildet. Dadurch kommt es im Wesentlichen zur Sonderung der einzelnen Regionen der Wirbelsäule. Nur im Bereiche der Brustwirbelsäule erfahren die zum Schutze der lebenswichtigen Brustorgane und zum Ansatze des Schultergürtels und seiner Muskeln verwendeten Rippen ihre volle Ausbildung und veranlassen bei Amphibien, Reptilien, Vögeln und Säugethieren die Bildung des Brustbeins. Die ventralen Enden der wahren Knorpelrippen vereinigen sich nämlich, nachdem sie bis in die Nähe der ventralen Medianlinie vorgewachsen sind, jederseits zu einer Knorpelleiste, der Brustbeinleiste.

Die beiderseitigen Leisten nähern sich bis zur Berührung in caudocranialer Richtung allmählich und bilden so einen unpaaren, durch eine Naht verbundenen Streifen, das Knorpelsternum (Schweine- und Schafembryonen von ca. 4 *cm*). Die caudalen Enden der beiden Sternalleisten, welche genetisch zu den ersten falschen Rippen in Beziehung stehen, verbinden sich und wachsen zu dem bei den Hufthieren mehr oder weniger schaufelförmig verbreiterten processus ensiformis aus. Das einheitliche Knorpelsternum zeigt später durch quere Trennungslinien Andeutungen an einen Zerfall in metamere Stücke.

Die Art der Entstehung des Brustbeins erklärt die als »Brust- oder Brustbeinspalten« bekannten Hemmungsbildungen, die entweder durch mangelhafte Entwicklung der Rippen oder durch mangelhafte Vereinigung der Sternalleisten bedingt sind, und bei welchen nur die Haut und zwischen den beiderseitigen Rippenenden oder Sternalleisten gelegenes Bindegewebe den Verschluss der Brustwand vermittelt. Durch die

Nachgiebigkeit dieses Verschlusses kann es zum Vorfall des Herzens, zur Ectopia cordis, kommen.

Gabelung der Rippen am Sternalende, Verwachsungen zweier oder mehrerer hintereinander gelegener Rippen, Verdoppelungen und mangelhafte Anlage derselben, sind bei den Haussäugethieren keineswegs seltene Missbildungen.

Die an den Halswirbeln angelegten Rippenrudimente verbinden sich mit ihrem medialen Ende mit dem Wirbelkörper; mit ihren lateralen Enden legen sie sich den Querforttatzen des Wirbelbogens an (s. Fig. 150). Zwischen beiden liegt das von der Vertebralarterie und -Vene passirte »Querfortsatzloch«. Von Rippenrudimenten an den Lenden- und Kreuzbeinwirbeln habe ich an den von mir untersuchten Embryonen (vom Pferd, Schafe und Schweine) keine Spuren nachweisen können, zweifle aber an ihrer zeitweiligen selbststandigen Existenz um so weniger, als dieselbe schon durch die sehr wechselnde Zahl der ausgebildeten Rippen, (Schwein 14—17, Pferd 17—19) und durch die ausserordentlich variable Entwicklung der letzten Rippe mehr als wahrscheinlich wird.

Die Verknöcherung des knorpeligen Achsenskeletes vollzieht sich durch enchondrale Ossification, welche zur Ausbildung von Knochenkernen oder Ossificationspuncten im Knorpel führt, die nach Zahl und Ort ihres Auftretens für die einzelnen Knochen grosse Gesetzmässigkeit zeigen und unter steter Vergrösserung und schliesslicher Verschmelzung zur völligen Verknöcherung des provisorischen Knorpelmodells führen. Ihren Abschluss erreicht die Verknöcherung des Knorpelskeletes meist erst beträchtliche Zeit nach der Geburt.

Bezüglich der bei der Verknöcherung sich abspielenden feineren Vorgänge verweise ich auf die Lehrbücher der Histologie und erwähne der Vollständigkeit halber nur, dass sich die Ossification unter Theilung der Knorpelzellen, Verkalkung der Grundsubstanz, Einwucherung von Blutgefässen, Auflösung der Knorpelsubstanz und Bildung einer Markhöhle und des Knochenmarkes unter reger Betheiligung der als Osteoblasten bezeichneten Zellen vollzieht.

Die Wirbel verknöchern von je einem Knochenkern in der Basis der beiden Neuralbogenhälften und einem in der Mitte des Wirbelkörpers (s. Fig. 150) aus. Dazu kommen noch die aus Nebenknochenkernen entstehenden »Epiphysenplatten« an den Endflächen der Wirbelkörper und accessorische Ossificationen an den Dorn- und Querfortsätzen.

Die Rippen verknöchern nur unvollständig von einem im Rippenkörper gelegenen Ossificationspunct aus. Ein Theil ihrer knorpeligen Anlage bleibt als Rippenknorpel bestehen. Später tritt noch je ein accessorischer Knochenkern im Köpfchen und im Rippenhöcker auf.

Auch das Brustbein verknöchert nicht in seiner ganzen knorpeligen Anlage, von der sich der »Schnabelknorpel« oder das Manubrium und der »Schaufelknorpel« oder processus xiphoideus bis ins höhere Alter, die Brustbeinfugen aber nur vorübergehend erhalten.

Beim Pferd findet man meist 7 Knochenkerne, von denen die beiden letzten bald

mit einander verschmelzen; das Brustbein des erwachsenen Pferdes besteht dann aus 6 Knochenstücken.

Das Brustbein des Rindes besteht aus 7 Knochen, zu welchen sich noch häufig ein zwischen den beiden ersten Rippen gelegener Knochenkern gesellt. Der Schnabelknorpel fehlt. Auch beim Schaf und bei der Ziege finden sich am cranialen Brustbeinende zwei kleine, gelenkig aufgesetzte, accessorische Knochelchen, die als Sternalende des reducirten Rabenschnabelknochens gedeutet werden.

Das Brustbein des Schweines besteht aus 6, das der Fleischfresser aus 8 Knochenstücken. Diese zeitweilig durch Knorpelfugen oder zeitlebens durch ein Gelenk (Rind, Schwein, zwischen 1. und 2. Knochenstück) verbundenen knochernen Sternaltheile sind, soviel man weiss, sämmtlich aus paariger Anlage (vielleicht das nasalste Stück ausgenommen) entstanden und synostosiren zu einem Knochengebilde.

Die Entwicklungsgeschichte des Schädels gestaltet sich im wesentlichen wie folgt:

Auch der Schädel durchläuft wie das Achsenskelet des Rumpfes ein häutiges und knorpeliges Entwicklungsstadium, ehe er verknöchert.

Die erste Anlage des Kopfes wird gleichzeitig mit der ersten Anlage der primitiven Hirnausbuchtungen durch eine, in deren Bereiche auffallende, kochlöffelförmige Verbreiterung der Stammzone zu den »Kopfplatten« bemerkbar (siehe Fig. 33 und 35). Wie die Stammzone des Rumpfes werden auch die Kopfplatten von einer schmalen Parietalzone eingefasst; wie die Stammzone des Rumpfes, so bestehen auch die Kopfplatten aus lockerem, später sich verdichtenden Mesenchym und umschliessen nach Bildung der vorderen Darmbucht den dorsalen und seitlichen Theil der vorderen Darmhöhle, deren Epithel in der Medianebene das plattenartig abgeflachte craniale Ende des Kopffortsatzes (siehe Fig. 42) einverleibt ist, das weiter nasalwärts in den Chordaentoblast übergeht.

Die Chorda-Anlage durchzieht somit anfänglich fast die ganze Schädelanlage und reicht bis nahe an die vor den Kopfplatten gelegene Parietalzone des Kopfes. Es muss also schon in diesem frühen Stadium der Schädelanlage ein grösserer caudalwärts gelegener chordaler und ein bedeutend kleinerer vorderer prächordaler Schädelabschnitt unterschieden werden.

Mit zunehmender Grösse der primitiven Hirnanlage überwächst der Schädel seine Parietalzone nach vorne (siehe Fig. 35 und 59), und seine anfänglich so einfache Gestalt complicirt sich dadurch, dass das Mesenchym der Kopfplatten dorsalwärts die primitiven Hirnbläschen von vorne und von den Seiten her umwächst und die inzwischen entstandenen primitiven Augen- und Gehörbläschen einhüllt, während es gleichzeitig ventral die inzwischen gebildeteChorda und die Aorten umscheidet (siehe Fig. 45). Ausserdem verändert sich die Gestalt der Kopfplatten, indem sich selbe der Form des sich weiter gliedernden Hirnes und der Sinnesorgane anpassen, und es fallt sehr früh (Fig. 35 und 60) in dem hinter dem Ohrbläschen gelegenen Kopfgebiete eine Gliede-

rung in Ursegmente (beim Schafe in 4) auf, die aber das Gehörbläschen in nasaler Richtung niemals überschreitet.

Es ist wichtig, dass im Bereiche des segmentirten Hinterkopfes, in der schon auf Seite 349, 3 besprochenen und in Fig. 48 gezeichneten Weise, eine Cölombildung eintritt, die sich in dem dicht hinter dem Ohrbläschen gelegenen vordersten Kopfsegmente nur in rudimentärer Weise ausbildet, ein Umstand, der zusammengehalten mit der frühen Rückbildung der aus diesem Segmente hervorgehenden Muskelplatte darauf hinweist, dass dieser Theil des Kopfes schon jetzt einer von vorne nach hinten fortschreitenden Rückbildung unterliegt. Man kann demnach jetzt einen segmentirten Hinterkopf und einen unsegmentirten Vorderkopf an der Schädelanlage unterscheiden, deren beiderseitige Grenze das dem Vorderkopfe zugehörige Ohrbläschen markirt. Der Begriff chordaler Schädelabschnitt und segmentirter Hinterkopf decken sich jedoch nicht, denn die Chorda reicht nasalwärts anfänglich über das Gebiet des segmentirten Hinterkopfs hinaus und in den unsegmentirten Vorderkopf hinein. Letzterer besteht somit wieder aus einem unsegmentirten chordahaltigen und unsegmentirten chordalosen Gebiete (chordaler und prächordaler Vorderkopf).

Noch ehe sich der anfangs ganz unbedeutende prächordale Vorderkopf wesentlich vergrössert und sich unter gleichzeitiger Verbreiterung des lateral von den Kopfplatten gelegenen Theiles seiner Parietalzone an der Bildung des Gesichtes betheiligt, hat sich die Kopf- oder Scheitelbeuge ausgebildet und zur bogenförmigen Knickung der Hirnanlage und des vorderen Chordaendes geführt (Fig. 151).

Der prächordale Vorderkopf vergrössert sich später, zum Theile beeinflusst durch die weitere Entwickelung des Vorderhirns, beträchtlich und entspricht dann dem späteren vorderen Keilbein und der Nasengegend.

Wie die Parietalzone des Rumpfes zur Bildung der Körperseitenplatten, so wird die Parietalzone des Kopfes zur Bildung der Wände der Kopfdarmhöhle, die durch die Bildung der Visceralbogen und Spalten und durch die Bildung der Mundhöhle ihr eigenes Gepräge erhalten, verwendet. Wie in den Körperseitenplatten später die Knorpelrippen und knöchernen Rippen, so entstehen auch in den Visceralbogen des Kopfes knorpelige, später verknöchernde Visceralspangen, die jedoch nicht als Rippenäquivalente gedeutet werden dürfen, da sie nicht wie jene in bestimmter Beziehung zu zugehörigen Ursegmenten oder später zu Knorpelwirbeln stehen, vielmehr unabhängig von Wirbelanlagen im Bereiche des unsegmentirten Vorderkopfes auftreten.

Der erste Schlundbogen (Kieferbogen) betheiligt sich, in der schon auf Seite 360 und in Fig. 66—68 dargestellten Weise, an der Bildung des Gesichtes. Der zweite (Zungenbeinbogen) liefert einen grossen

Theil des Zungenbeinapparates, an dessen Bildung sich auch der dritte betheiligt; der vierte bildet sich vollständig zurück.

Die auf Sagittalschnitten durch Embryonen mit ausgeprägter Schädelbeuge das vordere bogenförmige Chordastück, die »Chordaschleife«, enthaltende und in die Schädelhöhle vorspringende Mesenchymleiste heisst vorderer Schädelbalken oder primitive Sattellehne (Fig. 151); eine zweite, später hinter dieser Bildung entstehende und zwischen Hinter- und Nachhirn gelegene Leiste wird als hinterer Schädelbalken bezeichnet. Beide bestehen aus gefässreichem Gallertgewebe, das grösstentheils in die Gefässhaut des Gehirnes umgewandelt wird.

An dem soweit ausgebildeten (Kaninchen von 10 Tagen, Hund von 18—20, Schaf von 20—25 Tagen) nur aus zellenreichem Bindegewebe

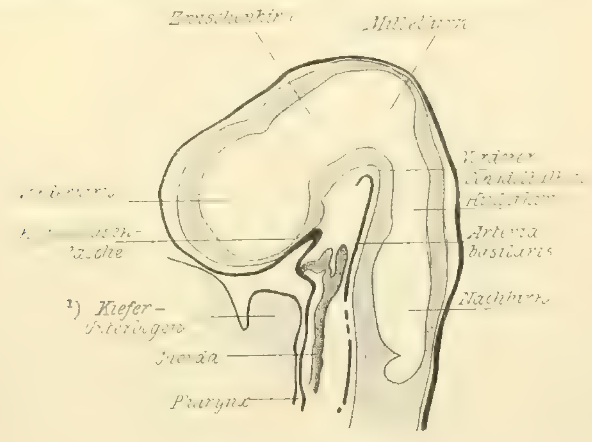


Fig. 151. **Medianschnitt durch den in Fig. 63 abgebildeten Schafembryo.** Vergrosserung $^{30}/_{1}$.

bestehenden »häutigen Primordialschädel« — siehe die Figuren 63 bis 65 — ist weiter zu unterscheiden:

1. Der neurale, die fünf Hirnbläschen und das Labyrinthbläschen umschliessende Hirnschädel und

2. der zur Aufnahme der Kopfdarmhöhle und der primitiven Mundhöhle sowie wichtiger Sinnesorgane (Sehorgane, Geruchs-, Geschmacksorgan) verwendete viscerale oder Gesichtsschädel, dessen Dach zugleich den dicken Boden der häutigen Schädelkapsel, die Schädelbasis bildet und zeitweilig durch die Hypophysenanlage (siehe Seite 420) durchbrochen ist.

Die Chordaschleife, welche vielfach abortive Seitensprossen treibt (Fig. 151), endet um diese Zeit mit ihrem absteigenden Schenkel dicht vor oder an der Insertionsstelle der primitiven Rachenhaut an der Schädelbasis; später findet man ihr nasales Ende nach Rückbildung dieses Schleifenschenkels in der Sattellehne etwa unter dem vorderen Rande der Mittelhirnbasis.

1) Lies: »Unterkieferbogen« statt Kiefer-Unterbogen.

Ueberblickt man die bisher verfolgte Entwicklung des häutigen Schädels und vergleicht sie mit der des Rumpfes und seines häutigen Achsenskelets, so ergeben sich zwischen beiden wichtige Uebereinstimmnngen: Wie der Rumpf, so besteht auch der Kopf aus axialem Mesenchym, welches das Centralnervensystem umscheidet und ein beträchtliches Stück der durch spätere Ruckbildung sich verkürzenden Chorda dorsalis enthält. Wie am Rumpfe, so kann man auch am Kopfe deutlich eine Parietal- und Stammzone unterscheiden.

Der Kopf erweist sich somit als der vorderste Abschnitt des Rumpfes, mit welchem er nach Bau und Entwicklung im Wesentlichen übereinstimmt. Die Anlage von Ursegmenten, Cölom, Muskelplatten und Muskelsepten im Hinterkopf erweist diesen Kopfabschnitt als principiell mit dem häutigen Achsenskelet des Rumpfes gleichwerthig (spinaler oder vertebraler Schädelabschnitt im Gegensatz zum unsegmentirten Vorderkopf).

Durch die beträchtliche Entwicklung des Gehirnes im Vergleich zum Rückenmark einerseits und durch die Beziehungen zum Kopfdarm und dessen Mündung sowie zu den Sinnesorganen andererseits aber complicirt sich der Kopf dem Rumpfe gegenüber in hohem Grade nach Form und Bau. Der dadurch zwischen Beiden entstehende Unterschied wird noch durch den Umstand vermehrt, dass bei niederen Wirbelthieren der Kopfdarm neben der Nahrungsaufnahme auch noch mit der Function der Athmung betraut ist. Durch die Entwicklung der diese Function übernehmenden, sich ja auch bei den höheren Wirbelthieren anlegenden, Kiemenbogen und Furchen entsteht ein weiterer Gegensatz zwischen dem Visceralskelet des Kopfes und dem des Rumpfes.

Nicht minder trägt zu den sich ausbildenden Unterschieden zwischen den beiden Körperregionen die zum Theile mit einer Rückbildung des vorderen Chordaendes einhergehende beträchtliche Ausbildung des anfänglich unscheinbaren prächordalen Vorderkopfes und die ebenfalls in caudaler Richtung Platz greifende Verwischung der Segmentirung des Hinterkopfes bei. Der Umstand, dass die Chorda vor der Rückbildung ihres absteigenden Schenkels weiter nasalwärts reichte, spricht, zusammengehalten mit der im vordersten Ursegmente des Hinterkopfes nur rudimentären Cölombildung und der baldigen Rückbildung der kleinen, aus diesem Segmente gebildeten Muskelplatte dafür, dass die Segmentirung des Kopfes ursprünglich (das heisst bei niederen Wirbelthieren) weiter nasalwärts gereicht haben muss, und dass der Vorderkopf auf Kosten des Hinterkopfes durch Assimilirung von dessen vorderstem Segmente wächst. Dass letzterer einer, in caudaler Richtung fortschreitenden, Reduction unterliegt, ergiebt sich aus der Art und Weise seiner Verknorpelung. Vergleichend embryologische Untersuchungen haben gezeigt, dass der Hinterkopf, um diesen an seinem Vorderende stattfindenden Verlust zu decken, sich einen Zuwachs durch Verschmelzung mit Wirbelanlagen der Halsregion verschafft, somit in stetem caudalem Vorrücken begriffen ist. Die Wirbel-

säule unterliegt demnach bei den gegenwärtig lebenden Thieren nicht nur vom Schwanzende (siehe Seite 467), sondern auch vom Kopfende her einer continuirlichen und fortschreitenden Verkürzung.

Alle diese bislang noch ziemlich übersichtlichen Verhältnisse werden aber durch die Verknorpelung des häutigen Primordialcraniums und noch mehr durch die ihr folgende Verknöcherung mehr oder weniger vollständig verwischt. Beide Vorgänge erhöhen die zwischen Kopfskelet und Rumpfskelet bestehenden Unterschiede in hohem Grade, und es zeigt sich, dass die weitere Entwickelung des Kopfskelets nun ihre eigenen, von der Entwickelung des Rumpfskelets sehr verschiedenen Wege geht.

Der häutige Primordialschädel wird nicht in seiner ganzen Dicke und Ausdehnung in den Knorpelschädel umgewandelt, sondern begreift ohne erkennbare Abgrenzung einzelner Schichten die drei Hirnhäute, die spätere Knorpelschichte und die Bindegewebsschichte, auf der später die Deckknochen entstehen, sowie die äussere Haut in sich.

Die Verknorpelung findet zwischen einer der späteren Meninx fibrosa des Gehirns entsprechenden Schichte und der Schichte, auf welcher später die Deckknochen entstehen, statt. Sie tritt zuerst, wie an der Wirbelsaule, in der Umgebung der Chorda an der Basis und dann erst an den Seitentheilen des Schädels auf, während das Schädeldach zum Theile im Zusammenhang mit den Seitentheilen, aber niemals bei den Säugethieren in seiner ganzen Ausdehnung, verknorpelt, sondern in wechselnder Ausdehnung häutig bleibt (Fig. 154). Ein das Centralnervensystem völlig umschliessender Knorpelring wird nur im Gebiete der Schuppe des späteren Hinterhauptbeines gebildet. In den nasalwärts von derselben gelegenen Theilen dagegen schwankt die Ausbreitung des Knorpels im Bereiche des Schadeldaches nicht unbeträchtlich. Das Knorpelcranium reicht am weitesten gegen die Convexität des Schädels hinauf beim Schweine, reducirt sich bei der Katze und dem Schafe und zeigt beim Rinde seine geringste Höhenentwicklung. An der Schädelbasis bleiben Lücken für durchtretende Nerven und Gefässe; an den Seitentheilen bestehen zeitweilige, nur durch Bindegewebe verschlossene Lücken, die Fontanellen, zwischen den Knorpelrändern.

Die Knorpelbildung beginnt an den verschiedenen Schädeltheilen, namentlich an der Schädelbasis und Nasengegend ziemlich gleichzeitig, und der knorpelige Primordialschädel entsteht somit auf einmal, wie aus einem Gusse in kürzester Zeit. Man kann an ihm unterscheiden:

1. ein Paar zu beiden Seiten des vorderen Chordaendes gelegene Knorpelplatten, Parachordalknorpel- oder Parachordalia genannt (s. auch die Figg. 149 und 150), die zusammen mit der Chorda die continuirliche basicraniale Platte bilden (Fig. 152);
2. ein Paar, den Boden für das Vorderhirn bildende Knorpelstäbe, die nasalwärts von den Parachordalien gelegenen Trabeculae. (Fig. 152). Sie stossen caudalwärts aneinander, umfassen das vordere Chordaende und umschliessen die Hypophyse. Vor dieser

verschmelzen sie miteinander und bilden zusammen mit den das Geruchsorgan einschliessenden knorpeligen Nasenkapseln die vordere Keilbein- und Siebbeinregion des Schädels;

3. Knorpelkapseln für die Sinnesorgane, die Ohr- und Nasenkapseln genannt, vereinigen sich mehr oder weniger vollständig mit den Wandungen des Schädels.

Die basicraniale Platte wölbt sich im Weiterwachsen über die Occipitalregion des Schädels, verschmilzt mit den Ohrkapseln und bildet die Hinterhauptsregion, die Ohrregion und das hintere Keilbein.

Die Stirn- und Scheitelregion bildet sich durch spätere Verknöcherung in der als primitives Schädeldach verwendeten Bindegewebsmembran. Durch die Verknorpelung wird die früher characteristische Segmentirung des Hinterkopfes nahezu vollständig verwischt. Es entwickelt

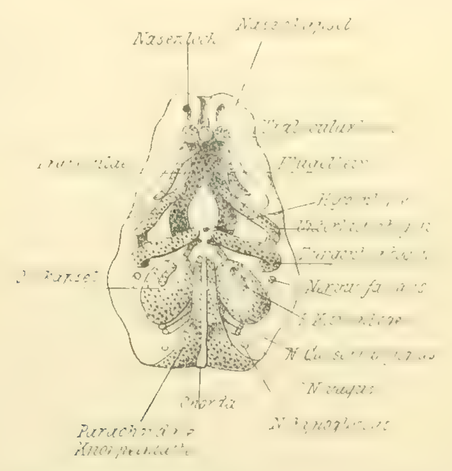


Fig. 152. Kopf eines Schweineembryos von $1^1/_2$ *cm* Länge. Nach Parker. Ansicht von der Schädelbasis; vergrössert.

sich nämlich nur das caudalwärts letzte der vier Wirbeläquivalente zu einem selbstständigen Occipitalwirbel, der im Wesentlichen mit den Halswirbelanlagen übereinstimmt, aber keine Intervertebralscheibe ausbildet (siehe Figg. 147, 149 und 150 »Bogen der Occipitalwirbelanlage). Seine hypochordale Spange schwindet bald; Rippenäquivalente sind nur angedeutet. Dieser Occipitalwirbel articulirt nur auf den Bogen des ersten Halswirbels (Atlanto-occipitalgelenk). Die cranialwärts vor dem Occipitalwirbel gelegenen und nasalwärts an Grösse continuirlich abnehmenden Segmente confluiren zu einem einheitlichen, scheinbar ungegliederten Abschnitt, dem Parachordalknorpel, in welchem nur noch die Wurzelgruppen des Hypoglossus vorübergehend an die einstige Segmentirung erinnern.

Die in der Schädelbasis noch längere Zeit deutliche Chorda zeigt verschiedene, an die Gallertkerne der Intervertebralscheiben der Wirbel-

säule erinnernde Anschwellungen und endet hinter der Sattellehne. Niemals aber werden diese Anschwellungen von deutlichen Knorpelwirbelkörpern begrenzt.

Die knorpeligen Visceralbogen des Kopfes entstehen selbstständig und unabhängig vom Knorpelcranium.

Der Zeitpunct der vollen Anlage des Knorpelschädels ist noch vor dem Beginn der Verknöcherung erreicht, und der Knorpelschädel wächst jetzt in allen Dimensionen gleichmässig, lässt aber, ehe Knochenkerne in ihm auftreten, keine Abgrenzung seiner späteren Theile unterscheiden. Er bildet vielmehr eine einheitliche, mehr oder weniger vollkommene, beim Säuger aber über der Convexität des Gehirnes stets nur durch

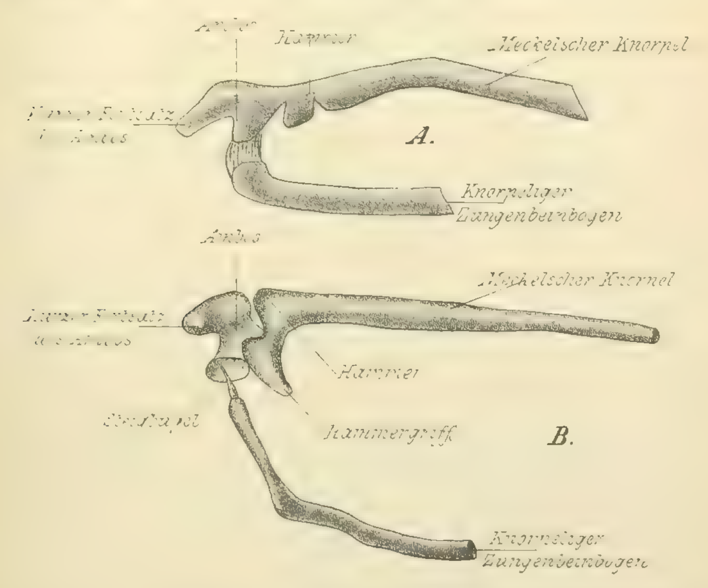


Fig. 153. *A* u. *B*. Präparirte und vergrösserte Reichert'sche und Meckel'sche Knorpeln nebst der Anlage der Gehörknochelchen von einem 2,7 *cm* langen Schafembryo. Nach Salensky.

Bindegewebe abgeschlossene Kapsel die nach vorne die knorpelige Nasenscheidewand und seitlich von dieser das Siebbeinlabyrinth und die Muscheln trägt (siehe Figg. 152 und 154).

Der Labyrinthgegend des Knorpelschädels angeheftet finden sich zwei, bei Schafembryonen von 2 *cm* Länge schon sehr deutliche, die erste Schlundspalte zwischen sich fassende Knorpelstäbchen: der im häutigen Unterkieferbogen entstandene Unterkiefer oder Meckel'sche Knorpel und der im häutigen Zungenbeinbogen gebildete Zungenbein- oder Reichert'sche Knorpel (siehe Fig. 153).

Der Unterkieferknorpel gliedert sich in einen grösseren ventralen Theil und zwei kleinere, sein dorsales Ende bildende Abschnitte. Das der Labyrinthwand zunächst gelegene Stück wird zum Ambos und seinen Fortsätzen, das zweite zum Hammer; beide bleiben durch

Bindegewebe verbunden. Das dritte, weitaus längste vom häutigen Unterkiefer umschlossene Stück bleibt durch eine dünne Knorpelspange noch längere Zeit mit der Hammeranlage in Zusammenhang. Aus diesem dünnen Knorpelstreifen bildet sich später durch Ossification der lange Fortsatz des Hammers.

Der Zungenbeinknorpel wird, wie sein Name sagt, zum Zungenbein umgewandelt, an dessen Aufbau sich auch der dritte Schlundbogen betheiligt. Auf Reste desselben werden ferner die Knorpelstäbchen, welche sich in den als Glöckchen oder Berlocken am Halse der Ziegen und Schweine bekannten Hautanhängen vorfinden, zurückgeführt.

Der Steigbügel geht nach den Einen aus dem dorsalen Ende des Zungenbeinknorpels, nach Anderen aus dem gleichen Ende des Kieferknorpels hervor; nach einer dritten Anschauung soll er aus doppelter Anlage entstehen, insofern seine, das ovale Fenster schliessende, Fussplatte aus der Labyrinthwand, die beiden Bügelschenkel aber aus dem der Labyrinthkapsel aufliegenden Ende des Zungenbeinknorpels gebildet werden. Die ringförmige Spalte im Steigbügel rührt von der Durchbohrung seiner Anlage durch die, mit Ausnahme der Nagethiere sich später bei den Hausthieren wieder zurückbildende, Arteria perforans stapedia aus der Carotis interna her.

Durch Verschmelzung der beiden Steigbügelanlagen entsteht ein Knorpelchen, das durch ein linsenförmiges Verbindungsstück, das spätere Os lenticulare, mit dem Ambos articulirt, mit seiner Fussplatte dagegen in das ovale Fenster eingelassen ist. Sämmtliche von Gallertgewebe umhüllte Gehörknöchelchen liegen anfangs ausserhalb der noch engen spaltenartigen Paukenhöhle. Sie werden erst nach der Geburt in die erweiterte Paukenhöhle verlagert, bleiben aber ebenso, wie die zwischen ihnen hinziehende Chorda tympani, in Schleimhautfalten eingeschlossen und durch sie mit der Schleimhauttapete der Paukenhöhle in Zusammenhang.

Der weitaus grösste Theil der aus Knorpel und Bindegewebe bestehenden Schädelanlage verknöchert, ein weiterer Theil schwindet wieder, ein dritter Theil bleibt zeitlebens bestehen.

Es schwindet wieder der Theil des Primorldialschädels, welcher unter den Scheitelbeinen, einem Theil des Stirnbeins, dem Zwischenscheitelbein, der Schläfenschuppe und einem Theile der Nasenbeine liegt, ebenso der Meckel'sche Knorpel, auf welchem sich der Unterkiefer entwickelt.

Dauernd erhält sich ein Theil der knorpeligen Nasenscheidewand, nebst seinen, die äussere Nase stützenden Anhangsknorpeln; die fibrocartilago basilaris; die Fugenknorpeln des Zungenbeins (Pferd) und zeitweilig die Fugenknorpeln zwischen den Knochen der Schädelbasis (Keilbeinfuge, Keilbeinhinterhauptsfuge).

Sämmtliche Schädelknochen entstehen auf zweifache Weise, und sind deshalb in Primordialknochen und in Deck- oder Belegknochen unterschieden worden.

Die Primordialknochen entstehen entweder, wie die Knochen der Wirbelsäule und ihrer Visceralbogen in Gestalt von enchondralen Knochenkernen oder auf dem Wege der perichondralen Verknöcherung dadurch, dass die Knorpelhaut Knochen bildet und sich zur Beinhaut umwandelt. So wird der Knorpelschädel mehr oder weniger vollständig durch Knochen ersetzt. Die Primordialknochen gehen in der

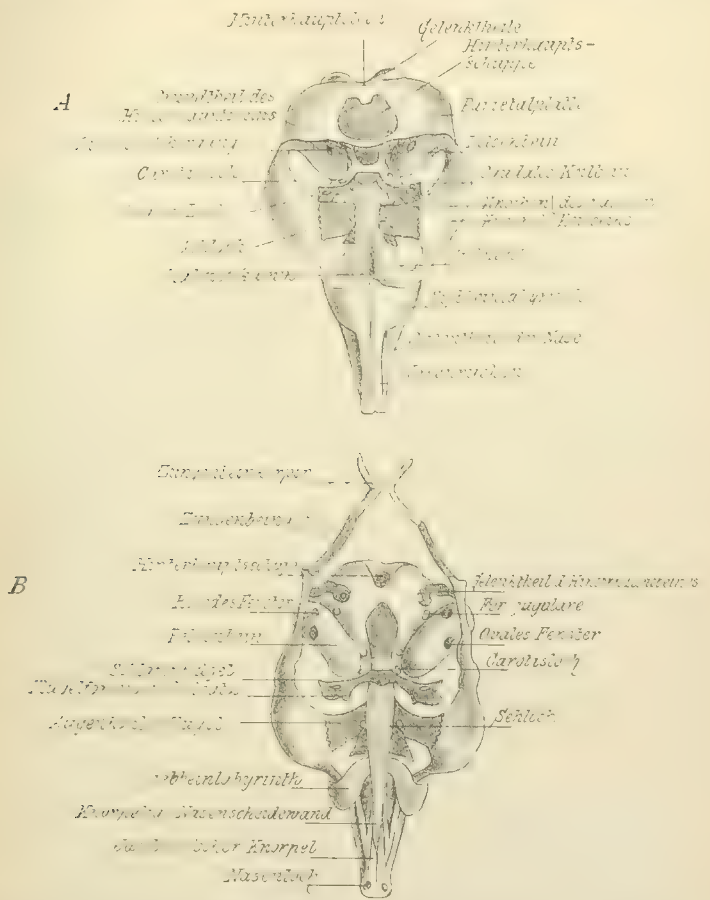


Fig. 154. *A* Dorsalansicht eines Primordialschädels vom Rinde in natürlicher Grösse. Nach Fr. Decker.
Die Hinterhauptsschuppe ist stark nach ab- und vorwärts gebogen, um deren dorsale Flächenansicht zu erhalten.
B Derselbe Schädel von der Basis. Zungenbein und Griffelfortsatz caudal emporgeschlagen.

Hauptsache aus der Basis und den Seitenwänden des Schädels hervor, als: das Hinterhauptsbein mit Ausnahme des dorsalen Schuppenendes; das Keilbein mit Ausnahme der beim Menschen als innere Lamelle der flügelförmigen Fortsätze bezeichneten, bei den Hausthieren als

Flügelbein selbstständig bleibenden Region; Pyramide und Warzenfortsatz des Schläfenbeins; Gehörknöchelchen; Siebbein und Nasenmuscheln (Fig. 154 *A* u. *B*).

Die Deck- oder Belegknochen entstehen strenggenommen ausserhalb des Primordialschädels entweder in dem der Haut oder der Schleimhaut der Kopfdarmhähle zugehorigen Bindegewebe und bilden das knöcherne Schädeldach und die knöcherne Grundlage des Gesichtsschädels.

Es sind dem Kopfskelete eigentlich fremde Bildungen, Reste eines bei niederen Wirbelthieren neben dem Achsenskelet vorhandenen Hautskelets (siehe das S. 425 über die Zähne Gesagte), das bei den Amnioten mit Ausnahme gewisser Reptilien (z. B. Crocodile, Schildkröten) und weniger Säuger (z. B. der Gürtelthiere) völlig rückgebildet und nur am Kopfe erhalten wird, um durch Bildung der Deckknochen zur Ergänzung des inneren Skeletes beizutragen. Es verbindet sich bei den Säugethieren so innig mit letzterem, dass man bei ihnen den Knorpelschädel, die primaren und die Belegknochen nur in früheren Stadien der Ossification als gesonderte Theile erkennen kann. Primordial- und Belegknochen treten dann sehr bald zu einer Knochenkapsel zusammen, deren doppelter Ursprung sich völlig verwischt.

Als Belegknochen entstehen: Der oberste Theil der Hinterhauptsschuppe; das paarige oder einfache Zwischenscheitelbein; die Scheitelbeine; die Schläfenbeinschuppe; die Stirnbeine; die Flügelbeine; der Paukentheil des Schläfenbeins; die Gaumenbeine; die Pflugschar; die Nasenbeine; die Thränenbeine; die Jochbeine; die Oberkiefer, Zwischenkiefer und der Unterkiefer.

Während der Verknöcherung des Schädels bleiben zwischen den noch nicht bis zur gegenseitigen Berührung ausgebildeten Knochen des Schädeldachs häutige Bezirke, die Fontanellen, vorübergehend bestehen; die weitere Ausbildung der Knochen, welche sich dann durch Fugen oder Nähte miteinander verbinden, bedingt den Schluss der Fontanellen.

a) Knochen des Hirnschädels:

1. Das Hinterhauptsbein zeigt stets die ersten überhaupt am Schädel auftretenden Knochenpuncte und zwar zwei symmetrische (bald zu einem Kerne verschmelzende) in der Schuppe (Fig. 154 *A*), je ein in den Gelenktheilen und einen unpaaren im Basaltheile (Fig. 154 *B*). Mit der Schuppe verschmilzt beim Hunde und den Wiederkäuern noch vor der Geburt, beim Pferde bald nach derselben, das als Deckknochen entstehende Zwischenscheitelbein (siehe unten).

2. Das Keilbein (Fig. 154 *A* und *B*), bildet erst nach Ossification der zwischen dem getrennt angelegten hinteren und vorderen Keilbein befindlichen Fuge einen einheitlichen Knochen. Das hintere Keilbein verknöchert von 3 (1 im Körper und 2 in den Flügeln), das vordere von 2 Kernen (einer in jedem Flügel) aus. Die flügelformigen Fortsätze ossificiren von den Flügeln des hinteren Keilbeins aus. Die Keilbeinfuge verknöchert erst kürzere oder längere Zeit nach der Geburt.

3. Das Schläfenbein setzt sich noch beim neugeboreuen Thiere aus verschiedenen von einander trennbaren Knochen zusammen. Felsen- und Warzentheil

entstehen durch Verknocherung der knorpeligen Ohrkapsel von 3 Kernen aus. Mit dem Felsentheil verschmilzt dann der beim Embryo knorpelige Griffelfortsatz und ossificirt von einem selbstständigen Kerne aus. Mit diesen Primordialknochen verbinden sich noch die als Deckknochen entstehenden Theile: die Schuppe und der Paukentheil. Der Paukentheil entsteht als ein anfänglich schmaler, das Trommelfell einfassender Ring in dem nach aussen von den Gehorknochelchen gelegenen Bindegewebe, ein Umstand, der die Lage des langen Hammerfortsatzes in der Fissura petro-tympanica verständlich macht. Da sich nämlich der Paukenring zu einer Knochenplatte verbreitert, die mit dem Felsenbeine bis auf die Fissura petroso-tympanica verwächst und den knöchernen Gehörgang bildet, so wird in dieser Spalte, die ausserdem noch von der Chorda tympani passirt wird, der lange Hammerfortsatz eingeklemmt werden müssen.

4. Das Siebbein und die Nasenmuscheln entstehen aus dem hinteren Theil der knorpeligen Nasenkapsel (Fig. 152), deren vorderer Theil als Knorpelscheidewand und äussere Nasenknorpeln erhalten bleibt. Im Korper und ebenso in jedem Labyrinth tritt je ein Knochenkern auf.

Von den Knochen des Hirnschädels bleiben selbstständig: die Scheitel-, Stirn-, Nasen-, Thränenbeine und die Pflugschar. Das Zwischenscheitelbein verbindet sich beim Hunde und den Wiederkäuern noch vor der Geburt, beim Pferde bald nach derselben mit der Hinterhauptsschuppe; bei den Nagern verschmilzt es mit den Scheitelbeinen. Es entsteht beim Pferde und den Wiederkäuern aus zwei, beim Schweine und den Raubthieren aus einem Knochenkern. Bei der Katze bleibt es zeitlebens als selbstständiger Knochen bestehen.

Bei den Wiederkäuern verschmelzen die Scheitelbeine schon kurze Zeit nach der Geburt ausser mit dem Zwischeinscheitelbein auch noch mit der Hinterhauptsschuppe zu einem hufeisenförmigen Knochen.

b) Die Knochen des Gesichtsschädels entstehen theils als primordiale, theils als Belegknochen.

Als primordiale Knochen entstehen das Zungenbein, sowie die Gehörknöchelchen.

1. Das Zungenbein ossificirt bei den verschiedenen Haussäugethieren in sehr verschiedener Ausdehnung stets von mehreren Puncten aus; die restirenden unverknocherten Thelie des knorpeligen Zungenbeinbogens und dritten Schlundbogens erhalten sich als Fugenknorpel und Bänder (Schläfenzungenbeinknorpel des Pferdes, lgt. stylohyoideum des Schweins). Der übrigens nur beim Pferde wohl ausgebildete und aus dem oberen Theil des dritten Schlundbogens hervorgehende processus stylohyoideus verschmilzt erst secundär mit der Schläfenbeinpyramide.

2. Der Hammer ist ein zusammengesetzter Knochen; sein langer Fortsatz entsteht als Belegknochen des zwischen Paukenring und Felsenbein durchtretenden Meckel'schen Knorpels und verschmilzt unter Schwund seiner knorpeligen Grundlage mit dem grösseren, als Primordialknochen ossificirenden, Theil.

Die Belegknochen des Visceralskelets, die Oberkiefer, Zwischenkiefer, Gaumbeine, Flügelbeine, Jochbeine und der Unterkiefer entstehen in der bindegewebigen Wand der Mundhöhle und im Bindegewebe des häutigen Ober- und Unterkieferfortsatzes.

Der Oberkiefer entwickelt sich auf den beiden Oberkieferfortsätzen, lateral

von der knorpeligen Nasenkapsel und ossificirt, wie es scheint, von mehreren Knochenkernen aus (beim Pferde ein Hauptkern und ein den kleinen Milchcaninus tragender Nebenkern).

Die Zwischenkiefer bilden sich auf dem zwischen den beiden Nasenlöchern gelegenen Theil des Stirnfortsatzes, jederseits aus je einem Knochenkern, und verschmelzen beim Pferde nach der Geburt unter sich und mit dem benachbarten Oberkiefer, bei den übrigen Thieren bleiben sie länger selbstständig.

Gaumenbeine und Flügelbeine kommen als Schleimhautknochen auf dem Dache und den Seitenwänden der Mundhöhle aus je einem Knochenkern zur Ausbildung.

Die Flügelbeine legen sich den von den Flügeln des hinteren Keilbeins auswachsenden flügelförmigen Fortsätzen an, bleiben aber selbstständige Knochen.

Das Jochbein entwickelt sich aus einem oder zwei Knochenkernen im Oberkieferfortsatze des ersten Visceralbogens.

Der beim Schweine im vorderen Ende der knorpeligen Nasenscheidewand befindliche Rüsselknochen darf nicht als ein eigentlicher Bestandtheil des Skelets aufgefasst werden. Derselbe entsteht erst nach der Geburt durch theilweise Verknöcherung der knorpeligen Nasenscheidewand. Auch bei alten Rindern findet man nicht selten ausgedehnte, aus vereinzelten Knochenkernen hervorgehende, zum Theil dem Verlaufe des Nasenkammes folgende oder zu grösseren Platten confluirende Ossificationen in der knorpeligen Nasenscheidewand. Diese Verknocherungen sind irrigerweise für Wirbelanlagen gehalten worden, welche um die, angeblich bis zur Haut des Nasenspiegels reichende, Chorda dorsalis, welche man im Nasenkamme zu erblicken glaubte, entstehen sollten. Die Haltlosigkeit dieser Meinung erhellt aus der Bedeutung des Nasenkamms — derselbe ist eine ausserhalb des Knorpels gelegene, nur von Schleimhaut gebildete Septalleiste — und der wirklichen Endigung der Chorda in der Sattellehne des Keilbeins zur Genüge.

Von den stets durch eine unpaare Scheidewand getrennten Lufthöhlen des Kopfes ist die Kieferhöhle und Stirnhöhle beim neugebornen Fohlen noch klein. Die Gaumenhöhle ist beim neugebornen Kalbe schon vorhanden. Ihre volle Ausbildung erreichen die sämmtlichen Lufthöhlen des Kopfes (namentlich die Hinterhauptshöhle) aber erst in späteren Lebensjahren.

Der Schädel unterliegt auch nach seiner Verknöcherung und nach der Geburt im extrauterinen Leben noch mancherlei bedeutenden Umwandlungen, welche sich vor allem in einem nach Ordnung, Familie und Rasse, mehr oder minder auffälligen Ueberwiegen des Gesichtsschädels über den Hirnschädel aussprechen. Die mit der Entwicklung der Bezahnung und dem Zahnwechsel einhergehende weitere Ausbildung der Kiefer und der Kaumusculatur, sowie die Ausbildung der Hornzapfen und Lufthöhlen kommen hierbei gegenüber der viel langsameren und geringeren nachembryonalen Entwicklung des Gehirnes und des Hirnschädels als die wichtigsten Factoren in Betracht.

Der jugendliche knöcherne Schädel mit noch unverwachsenen Nähten lässt sich bekanntlich sehr leicht in drei hintereinanderliegende Knochensegmente zerlegen, die man, da sie dorsal das Gehirn umschliessen ventral aber in Gestalt des Unterkiefers und Zungenbeins viscerale Bogen tragen und ferner, weil zwischen ihnen paarige Hirn-

nerven austreten, als »Kopfwirbel« gedeutet hat. Diese Auffassung gewann an Wahrscheinlichkeit dadurch, dass in einem Theil dieser Kopfwirbel die Chorda dorsalis nachgewiesen werden konnte.

Man unterschied demnach:

1. einen Hinterhauptswirbel, dessen Basaltheil dem Wirbelkörper, dessen Gelenktheile dem Bogen und dessen Schuppe mit Zwischenscheitelbein dem Dornfortsatz entsprochen sollten;
2. einen hinteren Keilbeinwirbel, bestehend aus dem hinteren Keilbein mit seinen Flügeln und den Scheitelbeinen;
3. einen vorderen Keilbeinwirbel, bestehend aus dem Körper und den Flügeln des vorderen Keilbeins, sowie dem Stirnbeine; endlich noch
4. einen Siebbeinwirbel.

Die noch übrigen, im Schema nicht unterzubringenden Knochen erhielten theils wegen ihrer Beziehungen zu Sinnesorganen den Namen »Sinnesknochen«, theils wurden sie (z. B. der Unterkiefer und das Zungenbein) mit Rippen verglichen und geradezu als »Schädelrippen« bezeichnet.

Nach der gegebenen Schilderung von der Entwicklung des Kopfskelets erweisen sich alle in dieser Richtung aufgestellten Hypothesen als unberechtigt. In Wahrheit giebt es keine knöchernen »Schädelwirbel« im obigen Sinne, denn:

1. findet man niemals im Schädel Ursegmente oder Knorpelwirbel, welche nach ihrer Zahl oder dem Orte ihres Auftretens den knöchernen »Schädelwirbeln« entsprechen;
2. dort wo Ursegmente zu finden waren, wie im Hinterkopf, confluiren sie bei der Verknorpelung zu einem einheitlichen Knorpelstück, dem Parachordalknorpel, und es erweist sich somit der »Hinterhauptswirbel« allein schon aus mehreren rudimentären Knorpelwirbeläquivalenten aufgebaut, von denen, wie wir sahen, nur der letzte vorübergehend als distincter Knorpelwirbel zu erkennen war;
3. verbietet die Art der äusserst complicirten Verknöcherung des Schädels, die Schädelwirbel mit Rumpfwirbeln zu vergleichen. Jeder knöcherne Rumpfwirbel ossificirt nur als Primordialknochen, die »Schädelwirbel« aber sind Producte der Verbindung von Primordialknochen mit den dem Rumpfskelet ursprünglich ganz fremden Deckknochen, also auch nach der Art der Verknöcherung nicht einem Rumpfwirbel gleichwerthig.
4. endlich ist die Chorda dorsalis weder im vorderen Keilbein-, noch im Siebbeinwirbel nachzuweisen.

Die am jungen knöchernen Schädel auffällige Segmentirung ist also nur eine scheinbare, welche mit der im Hinterkopf allein andeutungsweise auftretenden Gliederung in Ursegmente ebensowenig in Beziehung gebracht werden darf, wie mit der Segmentirung des Rumpfskelets.

2. Entwicklung des Gliedmassenskelets.

Bezüglich der ersten Anlage der Gliedmassen verweise ich auf die S. 369 u. ff. gegebene und durch die Figg. 63—65 u. 74—76 illustrirte Schilderung.

Die stummelförmigen Extremitätenanlagen bestehen Anfangs, die hereinsprossenden Blutgefässe, Nerven und den epithelialen Ueberzug des Hornblattes ausgenommen, aus gleichartigen Mesenchymzellen, aus denen durch histologische Differenzirung, abgesehen von den Muskeln und ihren Hilfsorganen, den Sehnen und Fascien, die Skelettheile und ihre bindewebigen Hilfsorgane, die Gelenkkapseln und Bander, hervorgehen.

Auch das Extremitatenskelet durchläuft ein häutiges und knorpeliges Entwicklungsstadium, ehe es in Knochen umgewandelt wird.

Die einzelnen Abschnitte des Gliedmassenskelets entstehen im Mesenchym der Gliedmassenanlage durch Umwandlung bestimmter Abschnitte in Knorpel, welche nachträglich verknöchern. Die einzelnen Knorpeltheile des Skeletes entstehen nacheinander vom Rumpfe gegen die Peripherie zu.

Die Brustgliedmasse uberflügelt die Beckengliedmasse regelmässig nicht nur bezüglich ihrer Grössenentwicklung, sondern auch bezüglich der in ihr weiter als in letzterer gediehenen Skeletgliederung.

Um gewisse embryologische Thatsachen richtig zu verstehen, ist es nothwendig, daran zu erinnern, dass alle unsere Haussäugethiere, wie die vergleichende Anatomie und Paläontologie einwandslos beweist, von fünffingerigen resp. fünfzehigen Vorfahren (Pentadactylen) abstammen. Aber nur die Hand und der Fuss der Raubthiere — den Fuss des Hundes vielfach ausgenommen — zeigt diesen pentadactylen Bau noch erhalten, während bei den Hufthieren eine Reduction des Hand- und Fussskeletes entweder in der Weise eingetreten ist, dass nur ein besonders entwickelter Finger resp. eine Zehe (Unpaarhufer, Perissodactylen) oder zwei besonders ausgebildete Finger oder Zehen den Boden beruhren und als Stützen für den Rumpf verwendet werden (Paarhufer oder Artiodactylen). Mit diesen Reductionen des Hand- und Fussskeletes haben sich dann noch mehr oder minder weitgehende Veränderungen auch in der Mittelhand und dem Mittelfusse, der Hand- und Fusswurzel, ja sogar am Unterarm und Unterschenkel combinirt, die meist auf möglichste Festigkeit der einseitig als Stützorgane verwendeten Extremitäten und möglichst geringe Reibung während der Abwicklung derselben vom Boden bei der Ortsbewegung abzielen. Dass diese Vorgänge auch die Extremitätenmusculatur sehr wesentlich beeinflussen mussten, ist klar. Es unterliegen denn auch gewisse, bei den Pentadactylen noch sehr wichtige Muskeln der Rückbildung und der bindegewebigen Umwandlung (vor allem die Pronatoren und Supinatoren, ferner die Interossei der Perissodactylen) oder sie werden garnicht mehr angelegt (Agenesie), während andere durch forcirte einseitige Verwendung allerdings oft mit Reduction der Zahl ihrer Sehnenzipfel (Finger- und Zehenstrecker und -Beuger) eine

bedeutende Ausbildung erfahren oder durch Verschmelzung mit benachbarten Muskeln oder Verschiebung ihrer Ansatz- und Endpuncte sich wesentlich in Form und Wirkung umgestalten (z. B. Deltoides, Cleidomastoideus, Extensor digiti quinti u. A.).

Durch die einseitige Verwendung der Brustgliedmasse als Stütze für den Vorderleib ist auch deren knöcherner Aufhängegürtel sehr wesentlich reducirt worden, während der Aufhängegürtel der Beckengliedmasse, der unter allen Verhältnissen die feste Verbindung der, jede Ortsbewegung einleitenden, hinteren Extremität mit dem Achsenskelet des Rumpfes zu übernehmen hat, sich als conservativer erweist und wohl entwickelt bleibt.

Es gilt als Gesetz, dass alle an den Extremitäten auftretenden Reductionen stets zuerst an der Beckengliedmasse sich einleiten und in bedeutenderer Weise ausgeprägt sind, als an der Brustgliedmasse.

Der Brustgurtel der Haussäugethiere ist beträchtlich reducirt und besteht nur aus dem Schulterblatt, zu dem sich noch Rudimente der beiden anderen, einen wohl ausgebildeten Schultergürtel der Säuger zusammensetzenden, Knochen, nämlich des Rabenschnabelbeins und des Schlüsselbeins gesellen können.

Das Schulterblatt ossificirt von vier Knochenkernen aus; der grösste Knochenkern wird zum eigentlichen Schulterblatt; ein Kern entsteht für die Grätenbeule; ein dritter bildet den vorderen Theil der Gelenkgrube und die Beule; ein vierter den beim Pferde und Wiederkäuer rudimentären (dem Schweine und den Raubthieren fehlenden) Rabenschnabelfortsatz.

Der an der Basis des Schulterblattes gelegene, beim Fleischfresser und Schweine nur in Gestalt eines Saumes oder Streifens, beim Wiederkäuer und Pferde aber sehr breite Schulterblattknorpel ist der unverknöcherte Rest der knorpeligen Schulterblattanlage.

Das Schulterblatt gehört zu den nach der Geburt am meisten wachsenden und an Länge besonders zunehmenden Knochen der Extremität.

Das Schlüsselbein ist noch am besten bei den Raubthieren, namentlich der Katze, entwickelt aber ebenfalls schon sehr reducirt. Es entsteht aus einem beim Hunde zwischen Cleidomastoideus und der Schlüsselbeinportion des Deltoides vorfindlichen Sehnenstreifen, dem »Schlüsselbeinstreifen«, und bildet sich zu einem höchstens 6—7 *mm* langen und breiten Knochenplättchen aus, das bei der Katze etwas über 1 *cm* lang werden kann und ∽-förmig gekrümmt ist. Bei den Hufthieren kommt es nur zur Ausbildung eines sehnigen Schlüsselbeinstreifens aber zu keiner Verknorpelung oder Verknöcherung desselben mehr.

Der Beckengürtel besteht in seiner frühesten Anlage aus einem rechten und linken Hüftbeinknorpel. Beide sind ventral in der Symphyse durch Bindegewebe vereinigt und bilden in der Mitte ihrer lateralen Fläche die Gelenkpfanne. Jeder Hüftbeinknorpel zeigt einen verbreiterten, dorsal von der Pfanne befindlichen Theil zur Verbindung

mit dem Kreuzbein, die Knorpelgrundlage für das spätere Darmbein, und zwei ventralwärts in der Beckenfuge verbundene Knorpelspangen, welche das »verstopfte Loch« einschliessen, die Grundlage des Scham- und Sitzbeins.

Der Schambeinknorpel entsteht selbstständig, verschmilzt aber bald mit den anderen Knorpeln im Bereiche der Pfanne.

Das Darmbein entsteht von drei Verknöcherungspuncten aus; nämlich: aus einem für den Korper, einem für die Pfanne und einem für den vorderen Rand. Auch im Schambein treten drei Knochenkerne auf: einer für den Korper, einer in der Schambeinfuge, der dritte an der Pfanne. Dieser Knochenkern (beim Pferdeembryo von drei Monaten am deutlichsten) wurde auch schon als ein vierter Beckenknochen, als Os acetabuli, beschrieben. Das Sitzbein ossificirt von einem Knochenkern für den Körper, einem für den Sitzbeinhöcker, der beim Rind bis in die Sitzbeinfuge hineinreicht und als »Zwischensitzbeinknochen« beschrieben wurde, und einem dritten für die Pfanne. Die Epiphysen für die Pfanne von Darm- und Sitzbein sind schon bei der Geburt geschwunden. Die vordere Epiphyse des Darmbeines verschmilzt aber mit der Diaphyse erst mit etwa 4—5 Jahren, ebenso der Sitzbeinhöcker mit dem Sitzbein. Gesäss- und Schambein sind schon vor der Geburt verschmolzen oder verwachsen bald nach der Geburt untereinander, mit dem Darmbein aber (Pferd) erst im zweiten Jahre.

Der zwischen beiden Hüftknochen in der Jugend vorhandene dicke Fugenknorpel schwindet parallel der Verknöcherung der Scham-Sitzbeinfuge von vorne nach hinten.

Sämmtliche Knochen des Skelets der freien Gliedmasse werden zuerst als hyaline Knorpel vorgebildet, die der Form nach mit den späteren Knochen schon ziemlich übereinstimmen und von einer wohl entwickelten Knorpelhaut umscheidet sind.

Der Verknöcherungsprocess des knorpeligen Extremitätenskelets verläuft im Wesentlichen in ähnlicher Weise, wie an dem knorpeligen Achsenskelet auf dem Wege enchondraler und perichondraler Ossification.

Die kleinen Knochen der Hand- und Fusswurzel verknöchern durch enchondrale Ossification meist von einem, seltener von zwei Knochenpuncten aus. Von dem Knochenkerne aus wird allmählich fast der ganze Knorpel bis auf eine dünne, als Gelenkknorpel zurückbleibende Rindenschicht durch Knochen ersetzt.

Die Ossification der Hand- und Fusswurzelknochen tritt viel später ein als die Verknöcherung der Knorpelcylinder, aus denen die langen Röhrenknochen hervorgehen. Die Verknöcherung derselben leitet sich durch perichondrale Ossification ein, die in der Mitte des Knorpelcylinders in der Weise platzgreift, dass die Knorpelhaut sich in Beinhaut umwandelt und den Knorpel mit einer Knochenhülse umgiebt.

Das knorpelige Knochenmodell wächst zwar durch Wucherung seiner beiden knorpeligen Enden noch beträchtlich in die Länge, bleibt aber im Bereiche seines Mittelstücks im Wachsthum stehen. Durch

fortgesetzte Auflagerung weiterer Knochenlamellen seitens der Beinhaut wird hier die Knochenhülse unter Um- und Rückbildung des von ihr eingeschlossenen Knorpels immer dicker und dehnt sich zugleich peripher weiter und weiter gegen die Enden des Knorpels zu aus.

Die Knochenhülse wird zur Rindensubstanz. Dadurch, dass von ihr aus gefässhaltige Bindegewebszüge in den Knorpel einwachsen und seine Grundsubstanz auflösen, entstehen die Markräume, an deren Oberfläche durch Bildung von Knochengewebe auf den stehengebliebenen Knorpelbrücken sich die Spongiosa innerhalb der Rindensubstanz ausbildet. Diese Spongiosa wird aber allmählich von der Mitte des Knochens aus wieder resorbirt und durch weiches, blutreiches, aus Bindegewebszellen gebildetes Mark ersetzt. Damit hat die anfänglich solide Anlage des Röhrenknochens ihre Markhöhle erhalten.

Im Gegensatze zum Mittelstück oder zu der Diaphyse des Röhrenknochens ossificiren dessen beide knorpelige Endstücke oder Epiphysen beträchtlich später als die Diaphysen durch enchondrale Verknöcherung von je einem Knochenkerne aus.

Unter beständiger Grössenzunahme der knöchernen Diaphysenscheide und der Epiphysenkerne, welche die Epiphysenknorpel bis auf die dünne, als Gelenkknorpel bestehenbleibende Knorpelrinde in Knochen überführen, wird die ganze Anlage des Röhrenknochens — eine dünne, zwischen Diaphyse und Epiphysen gelegene Knorpelscheibe ausgenommen — in Knochen umgewandelt. Diese Knorpelplatte ist wichtig für das Langenwachsthum des Knochens, indem sie durch lebhafte Wucherung ihrer Zellen das durch Verknöcherung an ihren beiden Flächen zur Verlangerung des Knochens verwendete Knorpelgewebe immer wieder ersetzt. Die knöcherne Diaphyse und die beiden verknöcherten Epiphysen vergrössern sich demnach auf Kosten dieses Knorpelrests, mit dessen Verschwinden das Längenwachsthum des Röhrenknochens endgiltig abgeschlossen und Diaphyse und Epiphysen zu einem einheitlichen Knochen vereinigt werden, während sie am jungen Knochen leicht durch Maceration trennbar sind.

Zu diesen drei typischen Ossificationsstellen sämmtlicher Röhrenknochen (Oberarm- und Oberschenkelknochen; Knochen des Vorarmes und Unterschenkels, der Mittelhand und des Mittelfusses; der Finger- und Zehenglieder) kann sich nach der Geburt namentlich am Oberarm- und Oberschenkelknochen noch eine, je nach der Thierordnung und Familie schwankende Anzahl von Nebenknochenkernen für gewisse Fortsätze und Höcker gesellen, die erst sehr spät mit dem Hauptknochen verschmelzen. Deren grösste Zahl zeigt der Oberarmknochen des Pferdes (Kern für den lateralen Muskelhöcker sammt zugehörigem Rollfortsatz; dann für den als »Umdreher« bezeichneten, zum Ansatz der Scapularportion des Deltoides verwendeten grossen Deltoideshöcker und ferner für den Epicondylus internus). Auch am Oberschenkelknochen findet man Nebenknochenkerne für den grossen und mittleren Trochanter und einen nicht constant auftretenden für

die Spitze des kleinen Trochanter (Pferd). An der Tibia findet sich ein Nebenknochenkern für das proximale Ende des Kammes derselben.

Der Oberarmknochen ist beim neugebornen Fohlen im Verhältnisse zur Mittelhand auffallend im Wachsthum zurückgeblieben und kurz.

Bei allen Haussäugethierembryonen legen sich die Ulna und der Radius als selbständige gesonderte Knorpelstücke an, werden aber nur bei den Fleischfressern und Schweinen in wohlentwickelte und selbständig bleibende Knochen übergeführt, die entweder durch Gelenke beweglich zur Ausführung von Pronation und Supination mit einander verbunden (Fleischfresser) oder durch Bandmasse unbeweglich mit einander verheftet sind (Schweine). Die Innigkeit der Verbindung steigert sich bei den Wiederkäuern und Pferden der Art, dass beide Knochen unter mehr oder minder beträchtlicher Reduction des distalen Theils der Ulna-diaphyse innig mit einander verwachsen, eine einheitliche proximale Gelenkfläche und eine distale, in zwei Abtheilungen zerfallende Gelenkwalze bilden. Die Ulna wird dann lediglich zum Streck-, der Radius zum Beuge- und eigentlichen Stützknochen umgewandelt.

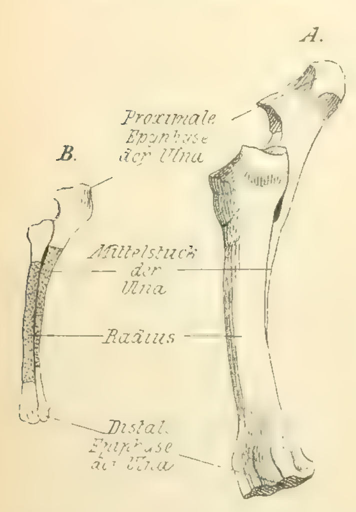


Fig. 155. *A* Radius und Ulna des erwachsenen Pferdes. *B* Radius und Ulna eines Pferdeembryos von 9,5 *cm* Scheitelsteisslänge. Vergrösserung $^2/_1$.

Von den Wiederkäuern besitzt das Rind noch eine völlig ausgebildete knöcherne Ulna, deren distale Epiphyse aber mit dem Radius synostosirt. Die Ellenbogenspalte ist noch weit. Bei Schaf und Ziege reducirt sich die Ulna noch etwas weiter und verwächst im Alter mit dem Radius in grösserer Ausdehnung.

Bei ben Equiden erreicht die Reduction der Ulna ihren Höhepunct. Embryonal ist dieselbe jedoch als ein fast den Umfang des Radius erreichender Knorpel angelegt (Fig. 155 *A* u. *B*) und von letzterem durch einen deutlichen Zwischenraum getrennt. Allmählich nähert sie sich demselben bis zur Berührung der beiderseitigen Perichondrien, verkümmert noch vor der vollständigen Verknöcherung im distalen Theile ihrer Diaphyse zu einem sehr feinen bindegewebigen Strang und ist zur Zeit der Verknöcherung des proximalen Theils der Diaphyse schon in ziemlicher Ausdehnung unterbrochen. Ihre distale, beträchtlich verdickte Epiphyse ist dann noch nicht mit dem correspondirenden Theile des Radius verschmolzen, synostosirt aber noch im ersten Jahre mit ihm zur Bildung einer gemeinsamen Gelenkfläche. Die proximale Epiphyse entwickelt sich zum grossen als Streckknochen des Vorarms verwendeten Olecranon. Das dreiseitige Mittelstück läuft in eine feine distale Spitze aus, die in

seltenen Fällen noch am erwachsenen Thiere mit der distalen Epiphyse durch einen Bindegewebsstrang zusammenhängen kann. Die enge Ellenbogenspalte ist auf das Gebiet des Radiushalses reducirt. Beide Knochen anfänglich nur durch Syndesmose verbunden, können im Alter völlig mit einander synostosiren.

Handskelet.

Bezüglich der Handwurzelknochen folge ich der Gegenbaur'schen Nomenclatur.

Die Knochen der Antibrachialreihe (Radiale, Intermedium, Ulnare sowie das Flexorium) sind mit Ausnahme der Fleischfresser stets in voller Zahl knorpelig und selbständig vorgebildet. Beim Fleischfresser dagegen ist das Radiale mit dem Intermedium verschmolzen, und beide ossificiren von einem gemeinsamen Knochenkerne aus zu einem Knochen.

Die Knochen der Carpalreihe sind bekanntlich Stützknochen für die Finger respective deren Mittelhandknochen. Alle unsere Haussäugethiere stammen, wie wir sahen, von fünffingrigen Vorfahren ab, aber nur die Fleischfresser besitzen noch heute fünf Finger und Mittelhandknochen. Es liegt nahe, dass eine Reduction der Finger und ihrer Stützknochen auch die Carpalien beeinflussen wird, indem solche nach Rückbildung des zugehörigen Fingers entweder gar nicht mehr, auch nicht knorpelig angelegt werden (Agenesie) oder mit einem benachbarten Carpale verschmelzen (Coalescenz). Uebrigens besitzen alle heutigen Säugethiere nur vier Carpalia für fünf Finger, da Carpale IV mit Carpale V zu einem Knochen verschmolzen sind, dem Carpale IV + V. Das zwischen Antibrachial- und Carpalreihe eingefügte Centrale legt sich zwar noch in vielen Fällen als selbständiger Knorpel an, verschmilzt aber später mit Nachbarknochen, so bei Hund und Katze mit dem Radio-Intermedium oder es wird gar nicht mehr angelegt, wie bei den Hufthieren.

Von den Mittelhandknochen erweist sich Mc. I beim Hunde schon in Rückbildung begriffen und als das schwächste. An den Fingern soll die distale Hälfte von Mc. I der Grundphalange der übrigen Finger gleichwerthig sein; der Vorgang einer Verschmelzung hat aber bis jetzt weder im knorpeligen noch im verknöchernden Handskelet nachgewiesen werden können.

Beim Schweine legt sich ausser dem zu dem 2.—5. Mittelhandknochen gehörigen Carpale II bis IV + V, wie es scheint, regelmässig noch ein knorpeliges Carpale I an, zu welchem sich auch noch ein vorübergehend vorhandenes knorpeliges Metacarpale I gesellen soll. Weitere Spuren einer Daumenanlage sind bislang nicht beobachtet worden (Agenesie). Das knorpelige Metacarpale I schwindet wieder, ohne zu verknöchern. Carpale I dagegen verknöchert und erhält sich in weitaus der Mehrzahl der Fälle auch beim erwachsenen Individuum stets beiderseitig.

Eine Vermehrung der Finger auf 5—6 (Hyperdactylie) ist ein in manchen Schweinefamilien erbliches Vorkommniss. Von Interesse sind namentlich die fünffingerigen

Schweine, da sich in solchen Fällen die Frage nach einem atavistischen Wiedererscheinen des Daumens aufwirft. In allen diesen Fällen handelt es sich aber nicht um ein Wiederauftreten des zweigliedrigen Daumens, sondern um Verdoppelung des zweiten Fingers. Denn erstens ist der überzahlige Finger stets dreigliederig und zweitens kann man, wie ich das an einer ganzen Serie von einschlägigen Präparaten controlirte, von der Spaltung des Hufgliedes an bis zur Verdoppelung des ganzen zweiten Fingers sammt Metacarpale, alle Stadien auffinden.

Bei den Wiederkäuern besteht die Carpalreihe nur aus zwei Knochen; die ursprünglich getrennten Knochenkerne des Carpale II und III synostosiren nämlich zu einem Knochen (Coalescenz). Carpale I legt sich nicht einmal mehr knorpelig an. Ebenso fehlt Metacarpale I auch als Knorpel. Metacarpale II bis V legen sich zwar als isolirte und anfänglich distalwärts divergirende Knorpelstäbe an, Metacarpale III und IV verschmelzen aber, nachdem sie sich schon beim Embryo enge aneinander gelegt haben, nach der Geburt zu einem einheitlichen Knochen, an dem nur die vordere und hintere Längsfurche auf die paarige Anlage zurückweisen. Mc II erhält sich mitunter beim Schafe, schwindet aber bei der Ziege regelmässig. Mc V bildet einen rudimentaren Knochensplitter (Griffelbein). Beim erwachsenen Thiere lässt sich der distale Theil der reducirten Metacarpalien in Gestalt von dünnen, sehnigen, zu den Afterklauen verlaufenden Strängen nachweisen.

Die Phalangen des 2. und 5. Fingers legen sich knorpelig an und werden bei den Rindern noch zu kleinen rudimentären Knöchelchen, bei Schaf und Ziege dagegen völlig rückgebildet.

Beim Pferde findet man in etwa der Hälfte der Fälle ein aus selbständiger Knorpelanlage hervorgegangenes, stets beiderseitig vorhandenes, etwa erbsengrosses knöchernes Carpale I im medialen Seitenbande des Carpus. Es scheint sich in allen oder doch den meisten Fällen knorpelig vorzubilden, vielfach aber vor der Ossification wieder zu schwinden. Vom zugehörigen Mc I und dem Daumen wird kein Theil mehr angelegt, ebensowenig von Mc V und dessen zugehörigen Fingergliedern. Die Rückbildung des 2. und 4. Fingers setzt beim Pferde am distalen Ende ein und greift proximal weiter. Mc II und Mc IV legen sich als beträchtliche Knorpelstäbe an und erinnern durch ihre anfänglich cylindrische Form, sowie durch ihr Ausmass, das annähernd die Länge von Mc III erreicht, dem sie auch an Dicke nicht viel nachstehen, und ihre distalwärts zunehmende Divergenz an das fertige Handskelet gewisser fossiler Vorfahren des jetzigen Pferdes. Mc II reicht weiter herab als Mc IV und liegt zugleich Mc III näher. Erst allmählich übertrifft Mc III an Länge und Dicke seine in der Entwicklung zurückbleibenden Nachbarn; den an seinem distalen Gelenkende beim jetzt lebenden Pferde wohl entwickelten, zuerst beim Anchitherium und nur an der hinteren Hälfte des Metacarpus III auftretenden Kamm, finde ich beim 10 *cm* langen Embryo schon sehr gut entwickelt. Ein in seltenen Fällen am lateralen Rande des Carpus mehr nach rückwärts an der Mittelfussreihe

gelegener kleiner erbsenförmiger Knochen wird als verkümmertes Mc V gedeutet, wie ein solches noch beim Hipparion vorkommt. Ueber seine Anlage beim Embryo ist nichts bekannt. Die distalen Epiphysen der Griffelbeine bleiben lange Zeit knorpelig. Die anfänglich lockere Verbindung der Griffelbeine mit dem Mc III durch Syndesmose wird immer straffer und schliesslich bei alten Pferden durch Synostose eine absolut immobile.

Von den Fingern bildet sich nur der dritte in einem dem zugehörigen Metacarpus entsprechenden Verhältnisse aus. Knorpelanlagen eines zweiten und vierten Fingers sind bei den wenigen darauf untersuchten Pferdeembryonen bis jetzt noch nicht gefunden worden. Ihr zeitweiliges Vorhandensein ist aber keineswegs unmöglich, da von Zeit zu Zeit Pferde geboren werden, deren Griffelbeine wirkliche Afterhufe tragen; ebenso sind mitunter Fingerrudimente oder ausgebildete Finger, am medialen Griffelbeine beobachtet worden. Von diesen zweifellos atavistischen Fällen, deren erstere als Rückschlag zum Hipparion zu deuten sind, müssen die Missbildungen, bei denen es sich um vollständige oder unvollständige Verdoppelung des dritten Fingers und des zugehörigen Metacarpus handelt wohl unterschieden werden. Von den Phalangen des dritten Fingers verwachsen an der Grundphalange (Fesselbein) die distale Epiphyse und der Körper schon vor der Geburt, an der zweiten Phalange (Kronbein) ist zur Zeit der Geburt die untere Knorpelscheibe zwischen Epi- und Diaphyse noch allein vorhanden. Die proximale Diaphyse und das Gelenkstück des Hufglieds (Hufbein) verschmelzen schon vor der Geburt mit einander.

Die Knochen des Unterschenkels sind bei allen unseren Haussäugethieren als selbstandige Knorpelstücke angelegt, doch unterliegt die Fibula in ähnlicher Weise wie die Ulna am Vorarm einer wechselnden Reduction und verknöchert nur bei den Fleischfressern und Schweinen in voller Ausdehnung.

Beim Wiederkauer und Pferde weist die Knorpelanlage der Fibula durch ihre dem Umfange der Tibia wenig nachstehende Dicke und starke distale Divergenz auf primitive, bei den fossilen Vorfahren beider Familien ausgesprochene Verhältnisse hin, reducirt sich dann aber beträchtlich, rückt der Tibia näher und bildet sich beim Wiederkäuer, unter Umwandlung ihres Mittelstücks, in einen bindegewebigen Strang und nur in ihrem proximalen und distalen Theile in Knochen um. Ersterer verschmilzt mit dem lateralen Knorren der Tibia, letzterer erhält sich zeitlebens als selbstständiger, dem unteren Ende der Tibia und einem Theil der Fusswurzelknochen aufsitzendes kronenförmiges Bein« oder Os malleolare. Beim Pferde wird die proximale Epiphyse mit der Tibia durch Bandmasse verbunden, der Körper gelangt zu etwas besserer Entwicklung und die distale Diaphyse verwächst schon im ersten Jahre mit der Tibia und bildet deren lateralen Knorren (Fig. 156 *A* u. *B*).

Die Kniescheibe entsteht aus einem Knochenkern.

Das Skelet des Fusses verhält sich nach Anlage und Ausbildung seiner Knochen für die betreffenden Thiere im Wesentlichen wie das Skelet der Hand, doch spricht sich theilweise durch Verschmelzung gewisser Fusswurzelknochen die Tendenz nach grösserer Festigkeit des Tarsus in entschiedener Weise aus; auch können am Fusse Reductionen, die an der Hand noch gar nicht oder nur spurweise nachweisbar sind, in beträchtlicherem Grade auftreten.

Der Tarsus der Fleischfresser besteht aus den nach Zahl und Anordnung typischen Knochen, die alle von einem Puncte aus ossificiren, nur der Fersenbeinhöcker besitzt einen besonderen Knochenkern. Der Metatarsus dagegen weist durch sein knorpelig wohl angelegtes, später aber sich reducirendes Metatarsale I für die verkümmerte oder schon

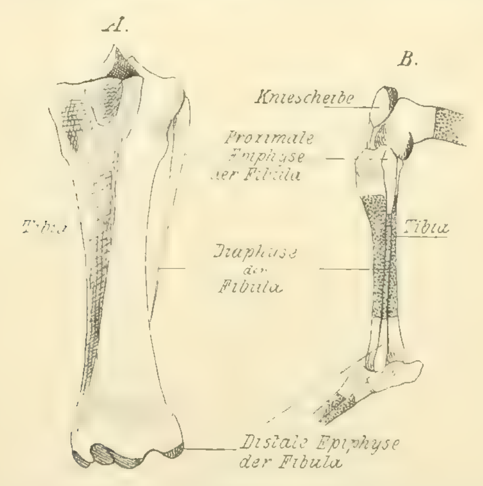


Fig. 156. *A* Tibia und Fibula vom erwachsenen Pferde von vorne gesehen, stark verkleinert. *B* Tibia und Fibula von einem 9,5 *cm* langen Pferdeembryo von der lateralen Seite gesehen. Vergrösserung $^2/_1$.

vielfach fehlende erste Zehe auf eine im Fortschritt begriffene Reduction hin. Wenn das Metatarsale I bis auf einen kleinen Knochensplitter reducirt ist, verschmilzt es meist mit dem Tarsale I.

Von den Zehen fehlt die erste vielfach gänzlich oder sie hängt nur durch die ganz oder theilweise in Bandmasse umgewandelte zweite Phalange mit dem Metatarsale I zusammen. Doch scheint die Zehe in solchen Fällen stets in allen ihren Theilen knorpelig angelegt zu werden. Eine doppelte mehr oder weniger rudimentäre erste Zehe ist bei Dachs- und Jagdhunden, sowie beim Newfoundländer nicht selten.

Beim Schweine entsteht Tarsale IV + V aus zwei getrennten Knochenkernen und erinnert damit an sein Hervorgehen aus zwei bei niederen Wirbelthieren getrennt bleibenden Knochen.

Centrale und Tarsale IV + V verschmelzen in ihrer hinteren Circumferenz und weisen damit auf Verhältnisse hin, die beim Wiederkäuer

noch weitere Ausbildung erfahren. Trotz fehlender erster Zehe, die sich nicht einmal mehr knorpelig anlegt, sind Tarsale I—III vorhanden. Das mediale Sesambeinchen darf nicht als Rudiment der 1. Zehe gedeutet werden.

Die Metarsalien und Zehen entsprechen nach Anlage und Entwicklung im Wesentlichen den gleichwerthigen Theilen der Hand der respectiven Ordnungen und Familien.

Bei den Wiederkäuern verschmelzen die getrennt auftretenden Knochenkerne des Centrale und Tarsale IV + V schon vor der Geburt völlig miteinander, desgleichen das Knorpeltarsale II mit Knorpeltarsale III.

Metatarsale I und die erste Zehe legen sich überhaupt nicht mehr an. Metatarsale II und V gelangen vorübergehend als stark divergente Knorpel zur Anlage, verschmelzen aber bald mit ihren proximalen Theilen mit Metatarsale III und IV und schwinden in ihrer ganzen Länge bis auf dünne, streckenweise sich erhaltende Bindegewebszüge.

Beim Pferde verschmelzen Tarsale I und II schon vor der Geburt, doch können die selbstständig angelegten Knorpel auch isolirt verknöchern und beide Knochen dann zeitlebens getrennt bleiben.

Metatarsale I und V werden wie die zugehörigen Zehen nicht mehr angelegt.

Die übrigen Theile des Fusses, die Zehen sämmtlicher Hufthiere verhalten sich wie die gleichwerthigen Theile der Hand, wie die Finger.

Sehr auffallend sind im Vergleich zu dem plumpen Körper die tapirartig kurzen und schwachen Extremitäten junger Pferdeembryonen auch im Vergleich zu den excessiv lang erscheinenden Extremitäten frisch geborener Fohlen, bei denen bekanntlich das Metacarpale III und Metatarsale III schon nahezu die volle Länge der ausgewachsenen Knochen besitzen. Die »Kastanien« entsprechen rudimentären Afterhufen für den 1. Finger resp. die 1. Zehe. Da beide schon beim Orohippus fehlen, erscheint die Zähigkeit, mit der die Haut diese Bildungen durch Jahrtausende hindurch wiederholt, höchst merkwürdig.

Der »Sporn« entspricht den verwachsenen Afterhufen, der zu den Griffelbeinen gehörigen, ebenfalls längst rückgebildeten Zehen. Bei den dreizehigen Rückschlagsformen zum Hipparion tragen die Afterzehen deutliche Hüfchen, und der Sporn fehlt dann.

Die sämmtlichen grösseren Sesambeine der Hand und des Fusses (Sesambeine der Hufthiere) entstehen aus einfachen Knochenkernen. Die kleinen Sesambeine an der Hand und am Fuss der Raubthiere treten erst nach der Geburt auf.

Die vergleichende Anatomie zeigt, dass die vom Skelete der höheren Wirbelthiere durchlaufenen Stadien eines häutigen und knorpeligen Skelets sich bei niederen Wirbelthierclassen als definitive Zustände vielfach erhalten. So besitzt beispielsweise das Lanzetfischchen (Amphioxus lanceolatus) nur ein häutiges Achsenskelet; gewisse Fische (Knorpelfische) begnügen sich zeitlebens mit einem Knorpelskelet, während andere (die Knochenfische) und ebenso die höheren Wirbelthiere ein mehr oder weniger vollkommenes Knochenskelet ausbilden.

3. Entwicklung der Gelenke.

Die im Bindegewebe durch histologische Differenzirung sich anlegenden Theile des Knorpelskelets bleiben durch Bindegewebsreste, welche meist eine derbere und faserige Structur aufweisen und sich so zu besonderen Bändern umwandeln, miteinander in Verbindung.

Während sich diese einfache Art der Syndesmose oder Fuge an Regionen mit beschränkter Beweglichkeit, z. B. zwischen den Wirbelkörpern in Gestalt der Zwischenwirbelscheiben zeitlebens erhalten kann, leitet sich an anderen, mit freierer Beweglichkeit begabten Gebieten des Skelets eine complicirtere Art der Gelenkverbindung ein.

Das zellenreiche, an Stelle der späteren Gelenkhöhle zwischen den knorpeligen Skelettheilen gelegene Gewebe, wird durch die auf seine Kosten wachsenden Knorpelenden von der Peripherie her vermindert, schwindet schliesslich, und die Knorpelenden berühren sich dann gegenseitig. Gleichzeitig haben sich noch, ehe eine Gelenkhöhle entstanden ist, die typischen Formen der Gelenkenden mehr oder weniger ausgebildet.

Da zu dieser Zeit die Muskeln noch nicht functionsfähig sind, können sie auch nicht durch ihre Contractionen die Gelenkenden durch gegenseitiges Abschleifen und gegenseitige Anpassung in Folge der durch die Muskelcontractionen gegebenen Verschiebung während des Embryonalzustandes auf mechanische Weise bilden, wie irrigerweise angenommen wurde.

Die für jedes Gelenk eigenthümliche Gestaltung der Gelenkenden im Embryo ist vielmehr eine ererbte.

Dass die Muskelthätigkeit in späteren Stadien der Entwicklung und nach der Geburt, die Form und Ausbildung der Gelenkenden noch beeinflussen kann, soll nicht geläugnet werden.

Nach Schwund des die knorpeligen Gelenkenden trennenden Zwischengewebes tritt zwischen letzteren eine schmale Spalte, die erste Anlage der Gelenkhöhle auf. Sie trennt die auch nach der Verknöcherung noch durch einen dünnen unverbrauchten Knorpelrest überzogenen Gelenkenden, und wird nach aussen durch die von einem Skelettheil zum anderen verlaufenden Bindegewebszüge umschlossen, die sich ins Periost der respectiven Skelettheile fortsetzen. Dieses Bindegewebe scheidet sich in eine äussere derbe fibröse Lage, das Kapselband, und eine innere, der Gelenkhöhle zugewendete, gefässreichere und weichere Lage, die Synovialhaut, welche die Bildung der Gelenkschmiere übernimmt. Fortsätze derselben, die Synovialzotten oder -falten sind Reste des unverbrauchten, zwischen den Gelenkenden gelegenen Zwischengewebes. Die Hilfs- oder Verstärkungsbänder sind verdickte oder selbstständig gewordene Faserbündel der Gelenkkapsel.

Zwischen incongruenten Gelenkenden können sich beträchtliche Ueberbleibsel des zellenreichen Zwischengewebes erhalten, sich in ein derbes Fasergewebe umwandeln und als Faserknorpel oder Zwischen-

gelenksknorpel sich zwischen den Gelenkenden einschalten. Entweder theilen sie dann die Gelenkspalte, wie eine Scheidewand, in zwei Unterabtheilungen, oder, falls sich die Gelenkenden streckenweise berühren und nur theilweise durch Zwischengewebe getrennt sind, schieben sie sich dann keilartig von der Gelenkkapsel aus in die Gelenkhöhle vor und trennen so dieselbe in mit der eigentlichen Höhle communicirende Unterabtheilungen (halbmondförmige Knorpel des Kniegelenkes).

Dort wo im Bindegewebe entstandene Belegknochen miteinander in Verbindung treten (Kiefergelenk), besteht die dünne, einen Theil des Gelenkfortsatzes des Unterkiefers und die Gelenkgrube der Schläfenschuppe überziehende, unverknöcherte Gewebsschichte, welche gewöhnlich als Knorpel beschrieben wird, selbstverständlich aus Bindegewebe.

XIV. Kapitel: Entwicklung des Muskelsystems.

1. Glatte, vegetative Musculatur.

Die glatten Muskelfasern entwickeln sich aus dem Mesenchym durch spindelförmiges Längenwachsthum gewisser Mesenchymzellen, können aber nach Meinung mancher Autoren auch aus Entoblastzellen (glatte Musculatur der Lungen und der primitiven Bronchien?) und aus Ectoblastzellen (eigene Musculatur der Knäueldrüsen der Haut) hervorgehen. Die Bildungszellen für glatte Musculatur sind niemals zu besonderen Primitivorganen gruppirt, sondern liegen zwischen anderen Zellen eingestreut. Ausser Spindelzellen findet man mitunter auch Zellen mit gabelig getheilten Enden. Alle glatten Muskelzellen sind einkernig. Nur ausnahmsweise findet man an der Oberfläche ihres Protoplasmas Andeutungen einer Quer- oder Längsstreifung. Das glatte Muskelgewebe findet in Form von Muskelhäuten oder Bündeln oder ins Bindegewebe eingestreuten Zügen eine ausgiebige Verwendung am ganzen Darmrohr und seinen Anhängen, am Gefässsystem, am Harngeschlechtsapparat, in der Milz, im Auge, in der Lederhaut, in Drüsenausführungsgängen und als subseröse Muskelbündel.

Eine besondere Modification des glatten Muskelgewebes bilden die ebenfalls stets einkernigen Muskelzellen des Herzens. Aus spindeligen Elementen hervorgegangen, gabeln sie sich an ihren Enden und besitzen eine kurze und gedrungene Gestalt mit ziemlich deutlicher Querstreifung. Diese Muskelzellen ordnen sich zu Faserzügen von netzförmiger Anordnung

Mit dem glatten Muskelgewebe treten Nerven in Verbindung, und sprärliche Blutgefässe sprossen in dasselbe hinein.

2. Quergestreifte, animale Musculatur.

Die animale Musculatur des Rumpfes entsteht aus bestimmten Primitivorganen in metamer symmetrischer Anordnung, den Muskelplatten. Es wurde gezeigt (S. 346), dass sie aus den Ursegmenten

hervorgehen und dass sich das Dach der Ursegmente in die Hautplatte des Rückens und die Muskelplatten scheidet (Figg. 45 u. 46).

Die Muskelplatten vergrössern sich, breiten sich dorsal über das Medullarrohr aus und bilden den Mutterboden für die Rückenmuskeln einschliesslich die dorsale Musculatur des Schweifs, ausgenommen jedoch den Latissimus dorsi, den Trapezius, die Rhomboidei und die Levatores costarum.

Ventral wachsen die Muskelplatten in die Körperseitenplatten ein und erzeugen die ventrale Musculatur des Halses, der Brust, des Bauches und der ventralen Seite der Schwanzwirbelsäule. Hierher gehören alle oberflächlichen Halsmuskeln, mit Ausnahme des Hautmuskelschlauchs; die Scaleni, die Serrati postici, Intercostales, Triangularis sterni, Infracostales und endlich die Bauchmuskeln mit dem Quadratus lumborum.

Die Muskelplatten bestehen anfänglich nur aus längsverlaufenden Faserbündeln spindeliger Zellen; senkrechte bindegewebige Scheidewände, die Septa intermuscularia, trennen die einzelnen Muskelsegmente von einander und gewähren gleichzeitig deren Fasern Ansatz. So entsteht die längs des ganzen Körpers vorhandene segmentale Seitenrumpfmusculatur, welche in der dorsalen und ventralen Medianlinie getrennt und noch ohne Zusammenhang mit dem um diese Zeit nur in seiner ersten bindegewebigen Anlage vorhandenen Skelet ist. Die weitere Ausbildung des Skelets, das mit seinen zahlreichen Fortsätzen den Muskelbündeln complicirtere Ansätze bietet, bildet je nach der grösseren oder geringeren Beweglichkeit seiner einzelnen Regionen einen wichtigen Anstoss zu weiterer Gliederung der Musculatur in einzelne Gruppen und Individuen oder veranlasst bei späterer Immobilisirung gewisser Strecken durch Synostose (Lendenregion und Vorarmknochen der Equiden, Kreuzbein) die Rückbildung bereits angelegter Muskeln und deren bindegewebige Umwandlung. Muskel und Skelet beeinflussen sich also wechselseitig in ihrer Ausbildung.

Auch am Kopfe ist die dorsale Musculatur von der dem Visceralskelet angehörigen zu unterscheiden.

Bei Wiederkäuerembryonen findet man allein in der späteren Hinterhauptsgegend vier Paar Muskelplatten, deren Umbildung in Musculatur aber noch ebenso, wie die Entstehung der visceralen Musculatur des Kopfes (Kaumuskeln, Zungenmuskeln, gewisse Muskeln des Zungenbeins, innere Ohrmuskeln, Augenmuskeln) bei den Säugethieren weiterer Untersuchung bedarf.

Ebenso ist die Art und Weise der Bildung des Hautmuskelschlauches (Gesichts-, Hals-, Brust-, Bauchhautmuskels) und der von ihm abstammenden Musculatur des äusseren Ohres, der Lider, der Nasenlöcher und der Mundspalte embryologisch nur unzureichend untersucht, und auch die Art und Weise der Entstehung gewisser Muskeln des Schlundes, der Speiseröhre, des Kehlkopfes, des Mastdarmes und Harngeschlechtsapparates noch ziemlich unklar.

In die erst nach Anlage des Rumpfes hervorsprossenden Extre-

mitäten wachsen, wie man von niederen Thieren sicher weiss, wahrscheinlich auch bei den Säugethieren, von der ventralen Musculatur des Stammes aus Muskelknospen ein, aus denen sich ein Theil der Gliedmassenmusculatur bildet; ein anderer Theil derselben entsteht in der Extremitätenanlage selbst. Die Extremitätenmusculatur kann namentlich am Aufhängegürtel der Brustgliedmasse, unter Verdrängung der Rumpfmusculatur weit auf den Rumpf übergreifen (Latissimus dorsi, rhomboidei, levator scapulae), deren Zugehörigkeit zur Extremitätenmusculatur jedoch durch die Innervation durch ventrale Aeste der Spinalnerven einwandslos sichergestellt wird.

Die bei der Weiterbildung der einzelnen Muskelgruppen eintretenden Veränderungen in der Lage und Insertion, sowie die bindegewebige Rückbildung functionslos gewordener, aber embryonal angelegter Muskeln (Interossei der Hufthiere, namentlich der Equiden, Pronator teres derselben etc.) konnen hier nicht weiter berücksichtigt werden.

Ueber die Entwicklung des Zwerchfells siehe S. 447 u. 449.

Die histologischen Vorgänge bei der Entwicklung der animalen Muskelfasern lassen sich kurz dahin zusammenfassen, dass die die Muskelplatten aufbauenden Spindelzellen unter wiederholter, nicht von einer Theilung des Zellenleibs gefolgter Kerntheilung beträchtlich in die Länge wachsen, sich unter Ausscheidung des Sarcolemmas und Differenzirung ihres Protoplasmas in fibrilläre, quergestreifte, contractile Substanz und kleine, die oberflächlichen Kerne umgebende Protoplasmareste zu Muskelfasern umbilden.

Jede Muskelfaser entspricht demnach einer vielkernigen Riesenzelle. Seine bindegewebigen Hilfsorgane: Perimysium internum und externum, Sehnen, Aponeurosen etc. erhält der Muskel theils von dem ihn umgebenden Bindegewebe, theils schafft er sich solche erst durch Druck- und Zugwirkungen auf die mit ihm verbundenen Bindegewebsmassen. Blutgefässe wachsen erst relativ spät in den Muskel ein. Jede Muskelfaser steht nachträglich mit mindestens einem in einer Endplatte endenden motorischen Nerven und ausserdem mit sensiblen Fasern in Verbindung.

XV. Kapitel: Entwicklung des Harngeschlechtssystems.

Die Organe des Harngeschlechtsapparates stehen nicht nur am geborenen Individuum durch die Verbindung ihrer Ausführungsgänge in engster anatomischer Beziehung, sondern entstehen auch aus gemeinsamen Primitivorganen, den paarigen Urnieren, über deren erste Anlage und Ausbildung das auf Seite 351 Gesagte nachzusehen ist.

1. Harnapparat.

Auf der Höhe ihrer Ausbildung sind die Urnieren zusammengesetzte schlauchförmige Drüsen von keulenförmiger Gestalt und liegen als die grössten in der Bauchhöhle befindlichen Organe rechts und links vom Darme (Fig. 157). In die blinden, bläschenförmigen Enden

der sie zusammensetzenden gewundenen Canälchen sind Gefässknäuel eingestülpt und bilden mit der sie überkleidenden Canalwand die Malpighischen Körperchen der Urniere. Die Urnierencanälchen münden in den ventral und etwas lateral von der Drüse verlaufenden Urnierengang und dieser wieder beiderseits in die Cloake.

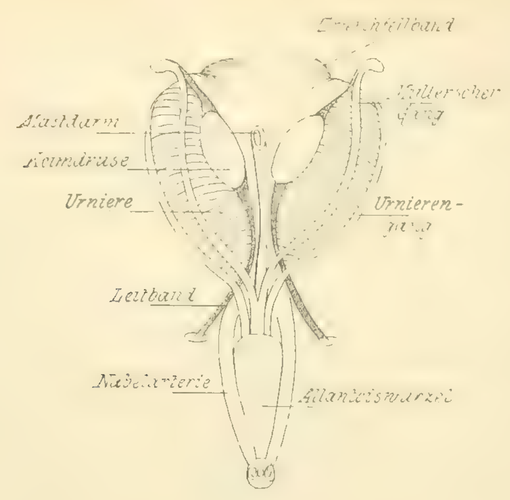


Fig. 157. Schema der indifferenten Anlage des Harngeschlechtsapparates.

Nachdem nämlich die Allantois als Ausstülpung des Hinterdarms über die hintere Darmpforte herausgewachsen ist, wird dieselbe (siehe Fig. 57) durch den auf der Bauchseite des Embryo in cranialer Richtung sich vorschiebenden Rand der hinteren Darmpforte U-förmig von dem mit ihr communicirenden Hinterdarm abgebogen (siehe Fig. 73*B*)

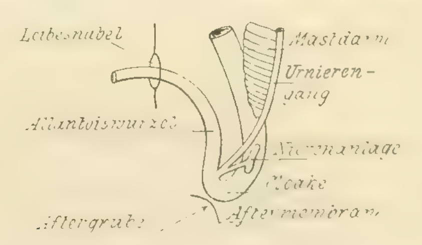


Fig. 158. Schema der Entstehung der Niere und der Cloakenöffnung.

und schliesslich durch den Verschluss des Leibesnabels in die ausserhalb der Bauchhöhle gelegene, von den Nabelgefässen umsponnene Allantois und den röhrenförmigen, innerhalb der Bauchhöhle mit dem Hinterdarme zusammenhängenden Allantoisstiel oder die Allantoiswurzel geschieden Beide Theile hängen jedoch bis zur Geburt mit einander zusammen (Fig. 158).

Die Urnierengänge münden über der Uebergangsstelle der Allantoiswurzel in die Cloake. Diese ist nach aussen unter der Schweifwurzel anfänglich noch durch die Aftermembran verschlossen. Nach deren Durchbruch entsteht eine gemeinsame Mündung für die, wie wir noch sehen werden, aus der Allantoiswurzel hervorgegangene Harnblase und den Hinterdarm: die Cloakenöffnung (siehe Fig. 159). Diese wird später in einen ventralen Theil, der die Mündung der Geschlechtsgänge und der Harnblase aufnimmt, in den Sinus urogenitalis und in einen dorsalen Theil, die Afteröffnung, geschieden.

Die Urniere beginnt nun bald nach Anlage der bleibenden Niere

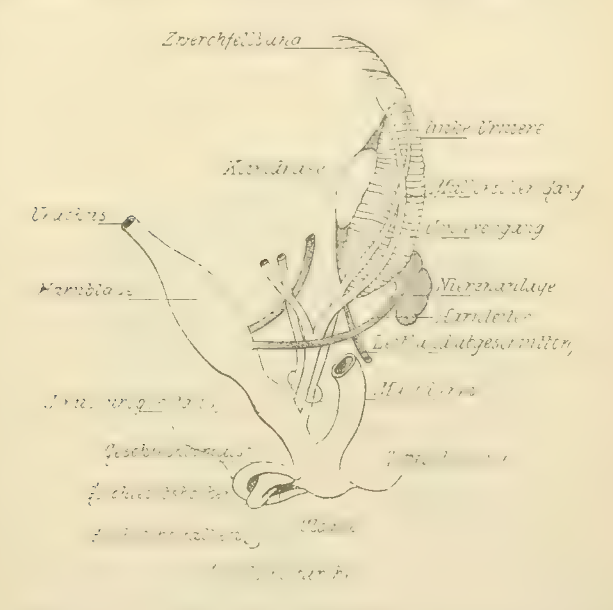


Fig. 159. Schema der Sonderung der indifferenten Anlage des Harngeschlechtsapparates und der Entstehung der Harnblase, sowie des Sinus urogenitalis.

sich parallel deren weiterer Ausbildung bis auf Reste, welche zu den Keimdrüsen in Beziehung treten, rückzubilden.

Die Entwicklung der bleibenden Niere bietet noch manche strittige Puncte.

Dass der Harnleiter, das Nierenbecken, die Kelche und die Marksubstanz mit den Ductus papillares und den Sammelröhren, also der ganze ausleitende Theil, aus einer Ausstülpung des Urnierenganges, genannt Nierengang, entstehen, ist sicher. Dieser Theil der Niere ist also, da der für die Bildung des Nierenganges in Betracht kommende, sich in die Cloake einsenkende Endabschnitt des Urnierenganges aus dem Hornblatt entsteht, ectoblastischer Herkunft.

Die Rindensubstanz der Niere mit den gwundenen Harncanälchen, Bowman'schen Kapseln und Henle'schen Schleifen, also

der secretorische Theil, entsteht aus einem den Nierengang umhüllenden, anfangs indifferenten Gewebe, dem Nierenblastem, welches nach den Einen ein Abkömmling des den Nierengang bildenden Epithels ist; dann wäre die Entstehung der Niere eine einheitliche; nach Anderen aber als Mesoblasthülle des Nierengangs gedeutet wird, dann entstünde die Niere wie die Urniere durch den secundären Zusammentritt einer ectoblastischen und mesoblastischen Anlage (siehe Fig. 160).

Der Nierengang, eine bei Schafembryonen von 8 *mm* Länge kopfwärts zwischen der dorsalen Bauchwand, der Aorta und der Rückenfläche der Urniere gelegene epitheliale Hohlsprosse der dorsomedialen Wand des Urnierenganges (siehe Fig. 158) dicht an seiner Mündung in die Cloake, ist von einer ziemlich dicken indifferenten Gewebsmasse, dem Nierenblastem, umschlossen. Das verdickte Kopfende des

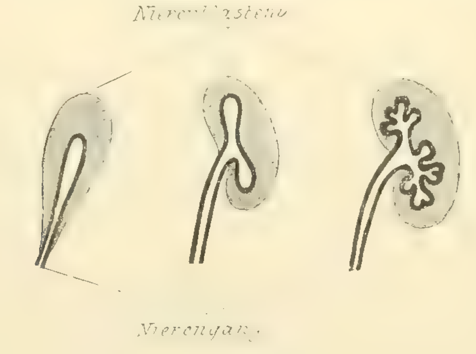


Fig. 160. Schema der Nierenentwicklung. Nach v. Gegenbaur.

Nierenganges erweitert sich und wird zum Nierenbecken, der Nierengang selbst wird Harnleiter (Fig. 160). Das Nierenbecken treibt durch Sprossung neue Canäle in das umgebende Nierenblastem hinein, die Anlage der Nierenkelche, die dann durch secundäre dichotomische Sprossung die Ductus papillares und durch T förmige Gabelung die Sammelröhren bilden. Dieses Canalwerk communicirt dann mit den, wie neuere Untersucher schildern, aus dem Nierenblastem entstandenen gewundenen und mit blasigen Enden versehenen Canälchen oder der Anlage der gewundenen Harncanälchen und Henle'schen Schleifen, in deren blasenförmige Enden, die Ampullen sich, wie in der Urniere, Gefässknäuel einstülpen und die Malpighischen Körperchen der Niere bilden (Fig. 161). Von den gewundenen Harncanälchen sollen zuerst die epithelialen blasenförmigen Ampullen aus soliden Zellhaufen entstehen. Die dem späteren Glomerulus zugekehrte Wand derselben buchtet sich ein, und die sphärische Blase nimmt dadurch Sichelform an. Bei Schafembryonen von 20 *mm* Länge treiben dann die Ampullen einen Hohlspross, von der dem blinden Ende des zugehörigen

horizontalen Schenkels des **T** förmigen Sammelrohrs zugekehrten Seite, welche mit dem **T** förmigen Sammelrohr verwächst und sich in dasselbe öffnet. (Siehe Fig. 161 am oberen Pol der Figur.) Diese zunächst sehr kurzen, aus Ampulle und Hohlspross bestehenden, in je ein Sammelrohr mündenden Stücke sind die ganze Anlage der gewundenen Harncanälchen und ihrer Henle'schen Schleifen. Dann erst grenzen sich Zellhaufen ab, die der Lage der späteren Glomeruli entsprechen, und es treten die Blutgefässe der Niere auf.

Sehr früh grenzt sich die Nierenkapsel an der Peripherie des Nierenblastems ab. Das Bindegewebsgerüste der Niere entsteht theils aus dem Nierenblastem, theils scheint es mit den Gefässen in

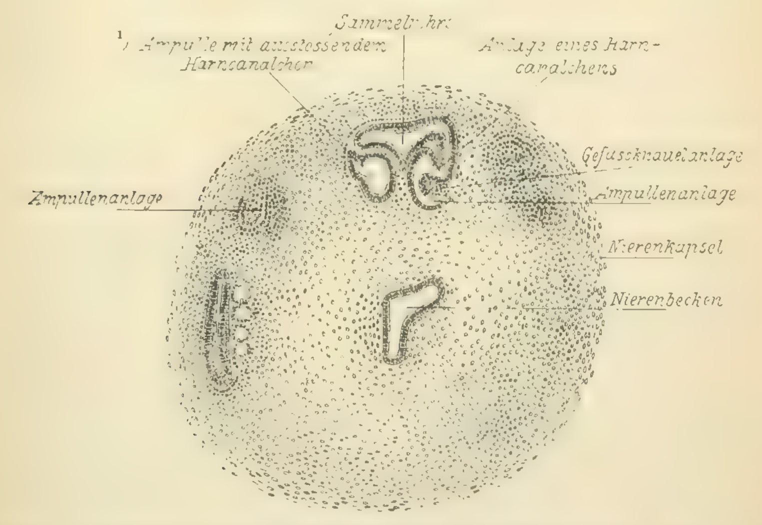


Fig. 161. Querschnitt durch die Nierenanlage eines Schafembryo von 20 *mm* Länge. Vergrösserung ca. $^{60}/_{1}$. Nach C. Riede.

die Niere einzuwachsen. Die Glashäute der Harncanälchen und der Sammelröhren sowie der Bowmann'schen Kapseln entstehen nach Art der Basalhäute.

Die herangewachsene embryonale Niere zeigt sehr bald eine deutliche Lappung (siehe Fig. 169). Die jeden Lappen zusammensetzenden Harncanälchen und Sammelröhren münden durch die Ductus papillares auf einem papillenartigen Vorsprung in die Nierenkelche oder das Nierenbecken. Entweder bleiben dann diese, je einer Nierenpyramide entsprechenden, Lappen zeitlebens mehr oder weniger getrennt (Rind) oder sie verwachsen mit ihren Basen und die Niere erhält dann eine glatte Oberfläche (kleinere Wiederkäuer, Schwein, Hund) oder nur seichte Furchen (Pferd, Katze). Auch die Nierenpapillen können verschmelzen, und man unterscheidet dann einwarzige Nieren

1) Lies »an«stossenden statt ausstossenden.

(Kaninchen, Pferd, Fleischfresser, Schaf, Ziege) und mehrwarzige Nieren (Schwein, Rind).

Die Mündungsstelle des Harnleiters trennt sich schliesslich vom Urnierengange, und der Harnleiter kommt ventral vom Urnierengange zu liegen und rückt zuerst allmählich caudalwärts gegen den Sinus urogenitalis zu, dann aber nasalwärts, um endlich in die Harnblase zu münden (Fig. 159).

Die Harnblase entsteht aus der Allantoiswurzel, welche sich zu einem spindelförmigen (siehe Figg. 159 u. 169) erst nach der Geburt mehr blasenförmigen Organ, der Harnblase, ausweitet, die durch einen kurzen Gang, die Harnröhre, in die Cloake mündet. Der zum Leibesnabel ziehende und in den Nabelstrang eintretende Theil der Allantoiswurzel, Urachus genannt, schliesst sich nach der Geburt und schrumpft zu einem bindegewebigen Strang zusammen, der dann als mittleres Blasenband bezeichnet wird, während sich die beiden obliterirten Nabelarterien (siehe Fig. 157 und 169) zu den seitlichen Blasenbändern umbilden.

2. Geschlechtsapparat.

a) Entwicklung der inneren Geschlechtsorgane.

Der fertige Geschlechtsapparat besteht bekanntlich sowohl beim männlichen als auch beim weiblichen Individuum

1. aus den paarigen Keimdrüsen, 2. aus deren Ausführungsgängen und 3. aus den Begattungsorganen; diesen Organen gesellen sich noch 4. die accessorischen Drüsen des Geschlechtsapparates bei.

Diese bei beiden Geschlechtern so verschieden gestalteten Organe gehen aus einer gemeinsamen indifferenten Anlage hervor, welche sich 1. aus den beiden Urnieren, 2. den beiden Urnierengängen und Müller'schen Gängen und 3. den beiden Keimdrüsen aufbaut. Fig. 157.

Diese gemeinsame Anlage entsteht, abgesehen von der uns schon bekannten Urniere und dem Urnierengang, in folgender Weise:

Das die mediale Fläche der Urniere bekleidende Cölomepithel verdickt sich bei beiden Geschlechtern, setzt sich mit scharfem Rande gegen das flache Epithel der Bauchhöhle ab und bildet eine in die Bauchhöhle vorspringende, längs verlaufende Falte, die Keimfalte. Im Bereiche der Keimfalte heisst das verdickte cylindrische Cölomepithel Keimepithel; seine Zellen liefern den wichtigsten, die männlichen oder weiblichen Keimzellen producirenden Theil der späteren Keimdrüse.

Vom caudalen Ende der Keimfalte geht ein rundlicher Strang, das Leitband, zur Leistengegend, während die ganze Keimfalte durch ein kurzes Gekröse, welches in den Bauchfellüberzug der Urniere übergeht, an letzterer befestigt ist. Lockeres Bindegewebe heftet die Urniere an

die dorsale Rumpfwand; ihr Bauchfellüberzug bildet eine gegen das Zwerchfell hinziehende Falte, das Zwerchfellband der Urniere (siehe Fig. 157 und 159). Aus dem Keimepithel entsteht am Kopfende der Urniere eine trichterförmige, zur Bildung eines anfänglich mit dem Urnierengange zusammenhängenden Canals führende Einstülpung. Dieser Canal, welcher sich bald vom Urnierengang trennt, auf die Ventralseite der Urniere rückt und mit dem Urnierengang in den Sinus urogenitalis mündet, ist der Müller'sche Gang (siehe Fig. 157 u. 159).

Die beiderseitigen Müller'schen- und Urnierengänge vereinigen sich mit ihren distalen Enden zu dem äusserlich einheitlichen Genitalstrang (siehe Fig. 159), seitlich werden sie von den Nabelarterien flankirt (Fig. 157). Die Müller'schen Gänge verschmelzen im Genitalstrange von der Mitte ihres Verlaufs ab schweifwärts zu einer gemeinsamen Lichtung, dem Sinus genitalis, der zwischen den getrennt bleibenden Urnierengängen in den Sinus urogenitalis endet (siehe Fig. 159). Dieser führt in die Cloake, deren weitere Umbildung bei Schilderung der Entwicklung der Begattungsorgane besprochen werden soll. Ein Theil dieser indifferenten Anlage wird nun bei Entwicklung zum männlichen, ein anderer bei der Entwicklung zum weiblichen Geschlechtstypus weiter ausgebildet, während die nicht weiter entwickelten Theile in Form von Hemmungsbildungen als rudimentäre Organe des Geschlechtsapparates bestehen bleiben.

α) Weibliches Geschlecht.

Das cylindrische oder cubische Keimepithel wird zusammt dem leistenförmigen Mesenchymstreifen; welchem es aufsitzt und welcher an die Urniere durch lockeres Bindegewebe angeheftet ist, zur Bildung des Eierstocks verwendet. Das Keimepithel grenzt sich in Form einer verdickten Platte, der Keimplatte (Fig. 162) mit scharfem, oft sogar grubig vertieftem Rande gegen das Peritonealepithel ab. Von der Keimplatte aus findet die Bildung der Eier statt, die Eier sind somit in letzter Instanz modificirte Cölomepithelien. Gewisse Keimzellen nehmen nämlich an Grösse zu, werden kugelig und heissen dann Ureier. Sie liegen zunächst noch auf der Oberfläche des in Bildung begriffenen Eierstocks zwischen den Epithelien der Keimplatte. Bald aber werden dadurch, dass die Keimplatte zapfen- oder schlauchförmige, die Ureier enthaltende, ja theilweise nur aus solchen bestehende (Fleischfresser) Epithelwucherungen in das Bindegewebe des Eierstocks hineintreibt, in Gestalt der Ei- oder Keimstränge ganze Complexe von Ureiern oder Keimepithelien in den Eierstock verlagert (Fig. 163), wo sie dann kurze Zeit die schlauchförmige Drüsenstructur des Eierstocks zum Ausdruck bringen, später aber sich netzförmig miteinander verbinden können. Nach dieser Verlagerung in den Eierstock nennt man die Ureier Primitiveier. Diese können sich noch vielfach

durch Theilung vermehren. Sehr bald werden nun die Eistränge durch gefässhaltiges Bindegewebe umwachsen und in grössere oder kleinere, aus Primitiveiern bestehende Zellklumpen, die Eiballen, zerlegt und ins-

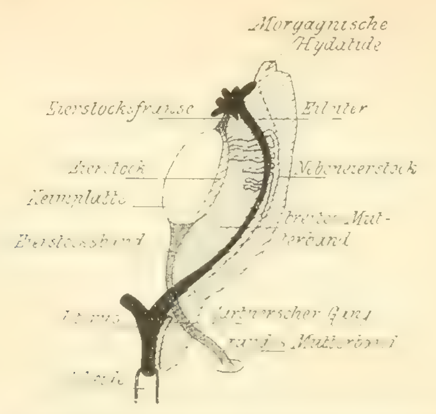


Fig. 162. Schema zur Entwicklung des weiblichen Geschlechtes aus der indifferenten Anlage. Weibliche Organe schwarz.

gesammt durch eine dichte Bindegewebslage von der Keimplatte abgetrennt. Diese Bindegewebsplatte, die Anlage der späteren derben

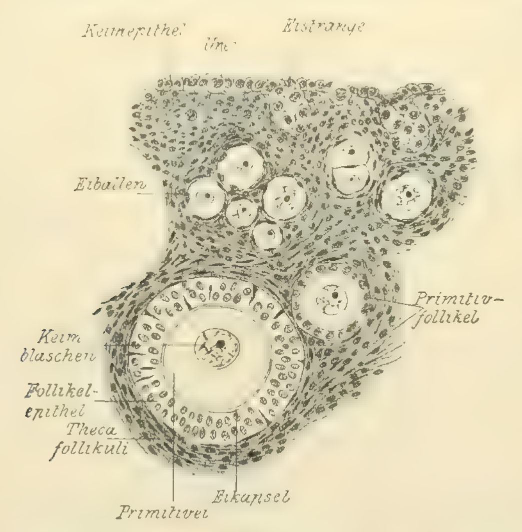


Fig. 163. Theil eines Schnittes durch den Eierstock einer $^3/_4$jährigen Dachshündin. Vergrösserung $^{140}/_1$.

Albuginea, trennt dann auch die Keimepithelien von dem bindegewebigen und gefässhaltigen Eierstocksstroma ab; erstere werden dadurch minder reichlich ernährt, und die Bildung von weiteren Eisträngen

hört auf. Aber auch die Eiballen werden noch von Bindegewebszügen zerschnürt, und die von ihnen abgetrennten Zellklumpen bestehen der Regel nach aus einer oder seltener mehreren Eizellen und flachen, sie in einschichtiger Anordnung umgebenden Keimepithelien, welche mit dem Ei von einer noch wenig vom Bindegewebsgerüste des Eierstocks abgrenzbaren Bindegewebsschichte umschlossen werden. Damit ist es zur Anlage eines Primitvfollikels gekommen, in dessen bindegewebiger Hülle oder Theca, Primitivei und Follikelepithel, wie die das Ei umhüllenden Zellen nun heissen, eingeschlossen sind (Fig. 163). Durch vielfache und fortgesetzte Theilung schichtet sich das Follikelepithel, und an seiner peripheren, gegen die Theca gerichteten Grenze wird eine deutliche Basalhaut, die Glashaut des Follikels gebildet, während die der Eioberfläche aufsitzenden Follikelepithelien um das Ei die Eikapsel oder Zona pellucida ausscheiden. Unter steter Grössenzunahme des Follikels kommt es zur Abscheidung von Flüssigkeit seitens der Follikelepithelien; die dadurch entstandene und mit Follikelflüssigkeit erfüllte Spalte vergrössert sich ebenfalls, und schliesslich wird das Ei sammt den ihm aufsitzenden Follikelepithelien an die Wand gedrängt und bildet den als Cumulus ovigerus oder Eihügel bekannten halbkugeligen Vorsprung der Follikelepitheltapete.

Inzwischen hat sich die bindegewebige Follikelwand ebenfalls weiter ausgebildet und in eine innere, aus Spindelzellen bestehende und gefässhaltige und äussere mehr faserige Lage gesondert (s. Fig. 1).

Damit ist die Bildung eines Eifollikels beendet, und Ei und Eifollikel gehen nun den weiteren, im Kapitel »Eireife« geschilderten Umbildungen entgegen. — So lautet wenigstens die von der Mehrzahl der Autoren vertretene Anschauung über diese Vorgänge (siehe auch S. 506 den ersten Absatz).

Die Ei- und Follikelbildung vollzieht sich bei den Haussäugethieren mit Ausnahme der Fleischfresser sehr früh, noch während des embryonalen Lebens, und ist bei dreimonatlichen Schaffoten und fünfmonatlichen Rindsembryonen schon beendet. Beim 51 Tage alten Stutfohlen findet man in der Tiefe stets schon ausgebildete Follikel. Nur beim Hunde und bei der Katze, bei welch' letzterer sogar bei frisch geborenen Individuen noch Ureier im Keimepithel fehlen, setzt der Process der Eibildung erst nach der Geburt ein und braucht nach meinen Erfahrungen fast 1 Jahr (Hund) zu seiner Beendigung.

Bei den Fleischfressern findet noch beim jungen Thiere gleichzeitig mit der Ausbildung der Follikel eine ausgiebige Rückbildung und Auflosung vieler Eier und Follikel statt.

Mit der Bildung der Albuginea ist die weitere Einstülpung von Ureiern und Keimepithel sistirt, doch kann, mit Ausnahme des Pferdes, dessen Keimepithel gänzlich schwindet, eine solche gelegentlich des Platzens der Follikel bei der Brunst, durch welches die Albuginea durchrissen wird und Keimepithel und Blutgefässe wieder in Berührung kommen, möglicherweise wieder eintreten.

Durch die Bildung der Follikel ist am Eierstocke eine deutliche Rinden- oder Follikelzone von der blutreichen und compacten Mark- oder Gefässzone unterscheidbar geworden. Letztere besteht aus Bindegewebe, glatten Muskelfaserzügen, die bis in die Follikelzone

hineinreichen können, reichlichen, stark korkzieherartig gewundenen Blutgefässen und einer wechselnden Menge eigenthümlicher, zu epithelialen Strängen oder Zellcomplexen, den sogenannten Marksträngen oder Segmentalsträngen angeordneten Epithelien, deren Bedeutung weiter unten besprochen werden soll.

Jeder Müller'sche Gang entwickelt sich unter gleichzeitiger, mehr oder minder beträchtlicher Rückbildung des Urnierenganges weiter und übernimmt die Aufgabe, die aus dem Eierstock ausgetretenen Eier nach aussen zu leiten, indem er sich in den Eileiter, Uterus und die Scheide sondert (siehe Fig. 162).

Der kopfwärts gelegene Theil der Müller'schen Gänge wird zu den Eileitern, deren Bauchöffnung wahrscheinlich neu entsteht, während der Anfangs im Zwerchfellband der Urniere eingeschlossene Theil der Müller'schen Gänge sich möglicherweise als ein einer Eileiterfranse aufsitzendes, mit Flüssigkeit gefülltes Bläschen, der Morgagnischen Hydatide, erhält. Die Eierstocksfranse, durch welche der Fransentrichter des Eileiters mit dem Eierstock in Zusammenhang steht, ist nichts anderes, als der proximale Theil des Mesovariums, d. h. jener Bauchfelldoppelplatte, welche die Keimdrüse mit dem medialen Rande der Urniere verbindet (Fig. 162).

Das im Genitalstrange gelegene, später seine Muskelwand stark verdickende Mittelstück des Müller'schen Ganges wird zum Uterus oder Tragsack, welcher das Ei bis zur Geburt beherbergt und ernährt, während sich der längere distale Theil zur weiteren aber dünnwandigeren Scheide umbildet, welche die Tragsackhöhle mit dem Sinus urogenitalis verbindet.

Diese aus je einem Müller'schen Gange hervorgehenden Theile können beiderseits vollständig von einander getrennt bleiben (z. B. Beutelthiere) oder in wechselnder Ausdehnung in der Medianebene miteinander verschmelzen, und so die verschiedenen, bei unseren Hausthieren vorkommenden Uterusformen veranlassen.

1. Der Genitalstrang enthält zwar eine einheitliche, von den distalen Theilen der Müller'schen Gänge gebildete Höhle, die einfache Scheide, aber die beiden Uterusabschnitte behalten, ohne zu einem einheitlichen Organ zu verschmelzen, ihre eigene Wandung und münden mit selbstständigen Oeffnungen in die Scheide. Solche Verhältnisse finden wir z. B. beim Kaninchen, und man spricht dann von einem doppelten Uterus oder Uterus duplex.
2. Die Verschmelzung der Uterusabschnitte tritt in geringer, an die einfache Scheide sich anschliessender Ausdehnung ein, ohne dass ein beträchtlicher Uteruskörper gebildet wird. Dann wird ein getheilter Uterus oder Uterus divisus wie beim Schweine und den Fleischfressern gebildet.
3. Die Verschmelzung geht weiter; es kommt zur Bildung eines grösseren oder kleineren, eine einfache Höhle enthaltenden

Uteruskörpers, welcher sich durch zwei hornartig gebogene Fortsätze mit den Eileitern verbindet und den zweihörnigen Uterus oder Uterus bicornis des Pferdes und der Wiederkäuer darstellt.

4. Noch weitere Verschmelzungen führen zur Ausbildung eines birnförmigen Uteruskörpers, des Uterus simplex oder einfachen Uterus der höheren Affen und des Menschen.

Während dieser Differenzirung des Müller'schen Ganges bleibt der Urnierengang entweder beträchtlich in der Entwicklung zurück oder sein Mittelstück schwindet gänzlich und nur sein proximales und distales Ende bleibt erhalten (s. Fig. 162). Im ersteren Falle findet man z. B. bei den Hufthieren und namentlich dem Schweine nicht selten ein- oder beiderseitig einen an dem lateralen Uterusrande gelegenen, im distalen Theil von der Uteruswand umschlossenen und in die Scheide mündenden musculösen, mit Schleimhaut ausgekleideten Canal, der mit dem Reste der Urniere in Zusammenhang steht. Oder es kann derselbe in einzelne, wechselnd grosse, blinde Canalstücke zerfallen (Schwein), oder sich nur in kleinen Rudimenten erhalten (Fleischfresser). Die ausgebildeteren Reste des Urnierenganges werden als Gärtner'sche Canäle bezeichnet.

Der mit der Keimdrüsenanlage Anfangs in Verbindung stehende Theil der Urniere (Sexualtheil der Urniere) verkummert beim weiblichen Individuum, ohne weitere Functionen zu übernehmen, und bildet ein beim neugebornen Fleischfresser oder Wiederkäuer mit blossem Auge sichtbares, zwischen den Insertionsstellen der beiden Bauchfellplatten am Eierstock gelegenes, entweder aus Epithelschlauchen oder soliden Strängen bestehendes Organ, den Nebeneierstock, und ein kleines neben dem Nebeneierstock seiner Seite gelegenes, aus gewundenen isolirten Canälchen, bestehendes Knötchen, das Paroophoron.

Der Nebeneierstock kann mit den Gärtner'schen Canälen in Verbindung stehen, andererseits aber auch eigenthümliche Zellenstränge, die oben angeführten Markstränge oder Segmentalstränge in das Ovarium wechselnd weit hineinschicken. Im Falle der späteren Auflösung der Segmentalstränge in einzelne Zellenklumpen heissen die aus ihnen hervorgegangenen Zellenhaufen, welche sich vorwiegend am Hilus des Eierstocks erhalten, Hiluszellen.

Die Markstränge entstehen durch Sprossenbildung vom Epithel der Malpighischen Körperchen der Urniere her, können sich später an der Bildung der gelben Körper betheiligen und nach und nach völlig schwinden.

Solche Markstränge finden sich in ausserordentlicher Menge beim Pferdeembryo, bei dem sie vorübergehend weitaus den grössten Theil des unverhältnissmassig grossen Ovariums bilden, spater aber fast gänzlich schwinden. Sie sind gut entwickelt bei den Fleischfressern und können bei der Katze sogar bis an die Eizone heranreichen, während sie beim Wiederkäuer spärlich sind und dem erwachsenen Schweine gänzlich fehlen.

Manche Autoren leiten im Gegensatze zur oben gegebenen Schilderung die Follikelepithelien nicht vom Epithel der Keimplatte, sondern von den Marksträngen ab, welche die Eier umwachsen und dann mit ihnen von Bindegewebe umhüllt werden sollen. Meinen Erfahrungen nach sprechen allerdings manche Befunde, namentlich an den Eierstöcken der Katze und des Hundes, sehr für diese Anschauung. Die ganze Frage bedarf dringend erneuter systematischer Untersuchung.

β) Männliches Geschlecht.

Die Entwicklungsgeschichte des Hodens bietet ebenfalls noch der strittigen Fragen genug. Durch vergleichend embryologische Befunde wird folgendes Verhalten sehr wahrscheinlich. Auch beim männlichen Thiere stammen die Keimzellen oder Ursamenzellen in letzter Linie vom verdickten Epithel der Bauchhohle im Bereiche der an der medialen Seite der Urniere gelegenen Keimfalte ab.

Ausser den Ursamenzellen werden auch die secernirenden Theile des Hodens, die späteren Samencanälchen, welche Ursamenzellen enthalten, von den Einen vom Keimepithel abgeleitet, von dem aus sie nach Art der Eistränge in die bindegewebige Grundlage des Hodens einwachsen, sich netzförmig miteinander verbinden und sich zu den Samencanälchen umbilden sollen.

Der den Samen ableitende Theil des Hodens dagegen, welcher den Marksträngen des Ovariums entspräche, soll dann aus dem Sexualtheil der Urniere her in den Hoden einsprossen, die Tubuli recti und das Hodennetz bilden und sich mit den Samencanälchen in Verbindung setzen. Dieser Anschauung nach wäre somit die drüsige Substanz des Hodens doppelter Herkunft, doch lässt sich ihr Epithel, mag es nun vom Keimepithel oder der Urniere herstammen, auf einen gemeinsamen Mutterboden, das Cölomepithel, zurückführen. Nach Anderen aber liefert nur die Urniere allein, in Form der in den Hoden einsprossenden Markstrange, das Material zur Bildung der Samencanälchen und des ausleitenden Canalsystems, und wird dadurch der ganze Vorgang in Parallele mit der Bildung der Follikelepithelien des Eierstocks gesetzt.

Das ganze, schliesslich vom Bindegewebe umscheidete und von Resten des Keimepithels überzogene Organ ist durch eine Bauchfellfalte, das Mesorchium oder Hodenband an dem medialen Rande der Urniere befestigt.

Auch beim männlichen Geschlechte schwindet die Urniere bis auf den Sexualtheil derselben, dessen Canälchen mit dem Urnierengang in Zusammenhang bleiben, während ihre blinden Enden Sprossen in den Hoden hineintreiben, die sich mit den aus dem Keimepithel gebildeten netzförmigen Strängen verbinden. Dadurch wird der erhaltene und sich weiter entwickelnde Theil der Urniere zum Nebenhoden, der Urnierengang zum Samenleiter. Der weiter ausgebildete Nebenhoden ist durch eine Bauchfellfalte, das sogenannte Nebenhodenband, mit

dem Hoden verbunden, und sein vorher die Urniere einhüllender Bauchfellüberzug geht in die, das ehemalige Urnierenband bildende Bauchfellfalte über (Fig. 164).

Ein Theil der caudal von der Verbindung der Urniere mit dem Hoden gelegenen Urnierencanälchen bleibt ohne Verbindung mit dem Hoden, mündet in den Samenleiter und bildet die Vasa aberrantia des Nebenhodens. Theils schnüren sich diese Canälchen auch vom Samenleiter ab und bilden dann als beiderseits blind endigende und mit Flimmerepithel ausgekleidete Canälchen, die an den Samenleiter angeschlossene Paradidymis.

Ueber die Bildung der Samenzellen aus den Ursamenzellen verweise ich neben dem auf S. 301 Gesagten auf die Lehrbücher der Histologie.

Der Müller'sche Gang schwindet beim männlichen Geschlechte

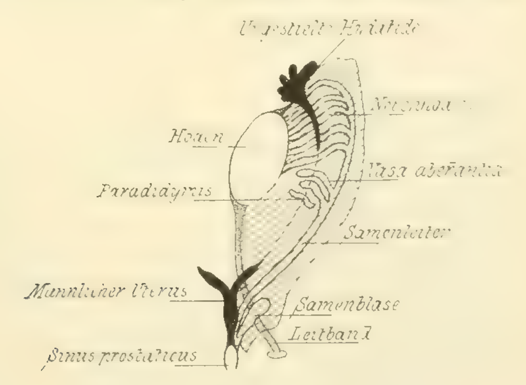


Fig. 164. Schema zur Entwicklung des männlichen Geschlechtes. Reste der weiblichen Organe schwarz.

bis auf kleine Reste seines cranialen und wechselnd grosse Ueberbleibsel seines caudalen Endes.

Das craniale, der Eileitermündung entsprechende Ende sitzt meist dem Hoden auf — seltener findet man es zwischen Hoden und Nebenhoden — und ist da als »ungestielte Hydatide des Hodens«, namentlich beim neugebornen Hengstfohlen in Gestalt eines linsengrossen gekrausten Gebildes mit trichterförmiger Einziehung zu finden, von dem sich ein feiner fadenartiger Fortsatz caudalwärts gegen den Samenleiter hin verfolgen lässt.

Die caudalen Theile der Müller'schen Gänge erhalten sich als Uterus masculinus oder männlicher Uterus, namentlich bei dem Pferde, Schweine und Rinde. Sie bilden da ein im Genitalstrange gelegenes, im Kleinen stets die characteristische Uterusform des weiblichen Thieres derselben Art wiederholendes, zwischen der Mündung der Samenleiter im Gebiete der Prostata mit einfacher oder doppelter Oeffnung in den Sinus urogenitalis einmündendes Organ, das auf dieselbe Weise wie der Uterus durch Verschmelzung der Müller'schen Gänge

entstanden ist und in zwei wechselnd lange Hörner auslaufen kann. Im Falle weiterer Rückbildung (Fleischfresser) erhalt sich nur der dem Scheidenabschnitt der Müller'schen Gänge entsprechende Theil als kleiner in den Sinus urogenitalis mündender Hohlraum, den man dann richtiger als Sinus prostaticus bezeichnet.

b) Entwicklung der äusseren Geschlechtsorgane.

Wie die inneren Geschlechtsorgane, entwickeln sich auch die männlichen und weiblichen äusseren Geschlechtsorgane aus gemeinsamer, anfänglich indifferenter Anlage, jedoch mit dem Unterschiede, dass bei normalem Verlaufe der Entwicklung die ganze Anlage entweder in männlichen oder weiblichen Typus übergeführt wird. Dabei erweist sich die Ausbildung desselben beherrscht von den Keimdrüsen. Die ausgebildeten weiblichen äusseren Geschlechtstheile bestehen den embryonalen Verhältnissen näher als die männlichen, welche einen bedeutend höheren Grad von Umbildung erkennen lassen.

Ausser dem Mesoblast betheiligt sich auch der Ecto- und Entoblast am Aufbau dieses Organsystems.

Als Ausgangspunkt diene ein Entwicklungsstadium mit noch undifferenzirten inneren Geschlechtsorganen, wie es die Figur 157 u. 158 zeigt, in welchem die Urnierengange und Müller'schen Gänge noch in die Allantoiswurzel münden. Der Urnierengang functionirt bis zur Ausbildung der bleibenden Niere als Harnleiter. Eine äussere Mündung der Harnröhre oder eine Afteroffnung fehlt noch, denn die Aftermembran schliesst noch die Uebergangsstelle der Allantoiswurzel in den Darm, die Cloake, nach aussen ab. Der durch die Urnierengange in die Allantoiswurzel ergossene Harn fliesst also durch den Urachus in die ausserhalb des Leibesnabels gelegene, als ein grosser Harnbehälter aufzufassende Allantois. Der Theil der Allantoiswurzel, welcher nicht nur die Urnierengange, sondern auch die Mundungen der Müller'schen Gänge aufnimmt, heisst Sinus urogenitalis. Dicht neben den Urnierengängen liegen anfänglich auch die Mündungen der Harnleiter (s. Fig. 158), rücken aber durch ungleiches Wachsthum des Sinus urogenitalis allmählich weiter cranialwärts und münden dann selbstständig in den als Harnblasenanlage vom Sinus urogenitalis abgegliederten Theil der Allantoiswurzel (s. Fig. 159). Inzwischen mündet nach Durchbruch der Aftermembran, bei Schafembryonen von 3,2—3,8 *cm*, die Cloake nach aussen und bildet einen einheitlichen Ableitungsweg für die Harnorgane, Geschlechtsorgane und den Darm. Eine solche Cloake besteht bei Amphibien, Reptilien und Vögeln zeitlebens und wird als Hemmungsbildung in seltenen Fällen auch bei den höheren Säugethieren beobachtet; ich sah mehrere solche Fälle bei Wiederkäuern und Schweinen. Bei normaler Entwicklung dagegen scheidet sich die Cloake in den ventral gelegenen Sinus urogenitalis und die dorsale Afteröffnung. Noch ehe dies geschieht, erhebt sich um die spaltförmige Cloakenöffnung die Haut als ein wallartiger Wulst, als Geschlechts-

wulst, innerhalb dessen am vorderen Rande der Cloake ein zapfenartiger Fortsatz, der in eine rundliche Verdickung auslaufende Geschlechtshöcker emporwächst. Seine caudale Fläche wird durch eine rinnenförmige Fortsetzung des Sinus urogenitalis in Form der Geschlechtsfurche eingekerbt, die sich bald vertieft und dann von zwei faltigen Wülsten, den Geschlechtsfalten, begrenzt wird (Fig. 159 u. 165).

Inzwischen hat eine Falte den Sinus urogenitalis und den Mastdarm getrennt, sich nach der Cloake zu verlängert und ist da mit einer aus der Cloakenwand hervorgehenden Falte verwachsen. Dadurch ist die Cloake in den After und den ventral von ihm gelegenen Sinus urogenitalis geschieden worden. Die beide trennende Gewebsbrücke ist die Anlage des Dammes oder Mittelfleisches; über ihre giebelförmig, in sagittaler Richtung vorspringende Oberfläche lässt sich noch einige Zeit eine feine seichte, vom Sinus urogenitalis zur Afteröffnung



Fig. 165. Anlage der äusseren Genitalien eines Pferdeembryo von ca 7 Wochen und 5,3 *cm* Scheitelsteisslänge. Vergrösserung $^3/_1$.

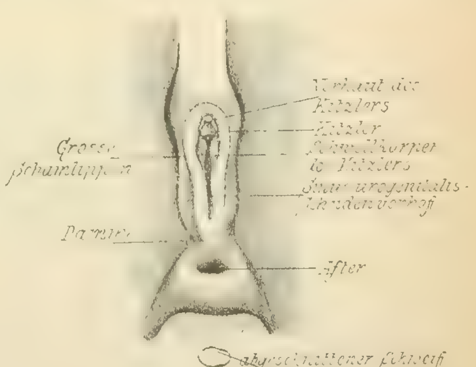


Fig. 166. Weibliche äussere Geschlechtsorgane von einem Pferdeembryo von 20 *cm* Scheitelsteisslänge. Vergrösserung $^2/_1$.

verlaufende Rinne verfolgen, die sich später schliesst und die Dammnaht bildet. Die Afteröffnung grenzt sich sammt ihrer Umrandung mehr und mehr vom Genitalwulst ab und erscheint dadurch schliesslich mehr oder weniger selbstständig.

Dieses Stadium kann nun als Ausgangspunkt für weitere Differenzirungen dienen.

Beim weiblichen Geschlechte bleibt der Sinus urogenitalis zeitlebens in Gestalt des Scheidenvorhofs, welcher die Harnröhrenmündung und die Scheidenöffnung enthält, bestehen. Der Genitalwulst wird zu den grossen Schamlippen, die nach Bildung des Dammes durch eine ventrale und dorsale Commissur zusammenhängen und die Schamspalte begrenzen.

Der Geschlechtshöcker wird zum Kitzler, der in gewissen Entwicklungsstadien von beträchtlicher Länge, hackenartig gebogen, die

grossen Schamlippen überragt, und erst später im Wachsthum zurückbleibend, zwischen den grossen Schamlippen in der Schamspalte geborgen wird. Die Genitalfalten werden zur Kitzlervorhaut und zu den cavernösen Körpern des Kitzlers. Hinter dem Kitzler liegt die Mündung der Harnröhre, welche aus dem im Vergleich zur Scheide im Wachsthum zurückgebliebenen Uebergangsstück der Harnblasenanlage in den Sinus urogenitalis hervorgegangen ist. Die Grenze zwischen der Scheide und dem Scheidenvorhof wird durch eine Schleimhautfalte abgegrenzt, welche sich beim Stutfohlen in die meist doppelt durchbohrte Scheidenklappe oder den Hymen fortsetzt Die Scheidenklappe ist eigentlich nichts anderes als der in den Scheidenvorhof hereinragende caudalste Theil der Scheidenwand. Bei den übrigen Hausthieren ist der zarte, dem Hymen entsprechende Theil der Scheidenklappe nur rudimentär. Derselbe schwindet beim Pferde gewöhnlich auch ohne Begattung innerhalb der drei bis vier ersten Jahre nach der Geburt.

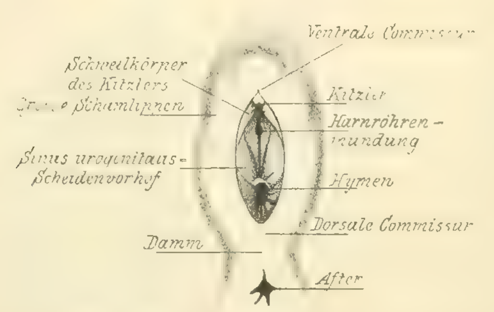


Fig. 167. Weibliche äussere Geschlechtsorgane von einem 4 Monate alten Pferdeembryo. Natürliche Grösse.

Ausnahmsweise besteht bei der Kuh und Stute ein derber undurchbohrter Hymen, der die Begattung unmöglich macht und zur Anstauung der Brunstsecrete im Uterus führt.

Die Entwicklung des **männlichen Geschlechtes** ist gekennzeichnet durch beträchtliches Auswachsen des Geschlechtshöckers zur **Ruthe** oder dem **Penis** und durch Schluss des Sinus urogenitalis zum **Canalis urogenitalis.**

Die beiden Hälften des Geschlechtswulstes rücken sich nämlich während der Verlängerung des Geschlechtshöckers bis zur Berührung nahe und verschmelzen in caudaler Richtung miteinander zum **Hodensack**, welcher später die Hoden in sich aufzunehmen hat. Die Verwachsung schreitet aber auch gegen das freie Ende des inzwischen stark verlängerten Geschlechtshöckers fort, indem die Ränder der Geschlechtsfalten ebenfalls miteinander verwachsen, wobei es zu vorübergehender Verstopfung des so entstandenen, auf dem, je nach der Thierart sehr vielgestaltigen, freien Ende des Penis oder der **Eichel**, ausmündenden Canals durch einen Epithelpropf kommt, die sich erst später löst. Bei den kleinen **Wiederkäuern** und dem **Pferde** wächst die Harnröhrenmündung zu einem cylindrischen Anhang der Eichel, dem **Harn-**

röhrenfortsatz aus. Der durch die Verwachsung gebildete, von der Einmündung des Sinus prostaticus und der Ausspritzungscanäle an bis zur Eichelspitze reichende Theil der Harnröhre entspricht dann dem gemeinsamen Abflusswege des Harnes und Samens und heisst nun Canalis urogenitalis.

Der den Penis umhüllende Theil des Geschlechtshöckers wächst mit ihm als Vorhaut oder Schlauch röhrenförmig in die Länge und zeigt an seiner Unterfläche eine Naht, die Vorhautnaht, welche sich schweifwärts über den Hodensack als Hodensacknaht in die Dammnaht fortsetzt und zeitlebens Zeugschaft über die in ihrem Gebiete vollzogene Verwachsung ursprünglich getrennt angelegter Theile ablegt. Das innere Vorhautblatt ist durch Epithelwucherung mit dem Vorhautüberzug der Eichel — und beim Pferde auch des hinter der Eichel gelegenen Theils des Penis — verklebt. Diese Verbindung löst sich erst nach der Geburt.

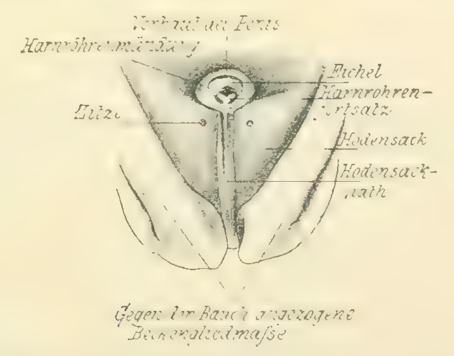


Fig. 168. Männliche äussere Geschlechtsorgane eines Pferdeembryo von 11,3 *cm* Scheitelsteisslänge. Natürliche Grösse.

Beim männlichen Schweine entsteht durch eine gegen die Bauchwand gerichtete Ausstülpung des äusseren Vorhautblattes der zweifächerige Nabelbeutel.

Gleichzeitig mit diesen zur Scheidung des männlichen und weiblichen Typus führenden äusseren Veränderungen an der Anlage der äusseren Geschlechtstheile vollziehen sich auch innere Umbildungen an derselben, insoferne sich von der Schleimhaut des Sinus urogenitalis aus die accessorischen Drüsen anlegen.

Beim weiblichen Geschlechte entstehen die Bartholini'schen Drüsen der Wiederkäuer und die ihnen gleichwerthigen »Scheidenlacunen« der Stute und Katze (welche dem Schweine und der Hündin fehlen) nach Art der Hautdrüsen vom Epithel des Scheidenvorhofs her.

Beim männlichen Thiere entstehen die (dem Hunde fehlenden) Samenblasen als Ausstülpungen des Samenleiters (siehe Fig. 164).

Die Anlage der Vorsteherdrüse wird zuerst als ringförmig wulstige Verdickung der Wand des Canalis urogenitalis deutlich, in

deren aus Bindegewebe und glatten Muskelfasern bestehendes Gerüste die Drüsenanlagen in Gestalt verästelter Epithelstränge einsprossen.

Auf ähnliche Weise entstehen die Cowper'schen Drüsen.

Die Tyson'schen oder Vorhautdrüsen legen sich nach Art der Hautdrüsen an.

Die Schwellkörper der äusseren Geschlechtsorgane differenziren sich aus der Umgebung des Sinus urogenitalis nach Einwucherung der Blutgefässe und gehören entweder als cavernöse Körper der Harnröhre oder als die bulbi vestibuli der Wand des Sinus, resp. Canalis urogenitalis oder als Schwellkörper des Penis und des Kitzlers dem Geschlechtshöcker an.

Der Schwellkörper des Kitzlers entsteht aus einem anfänglich aus indifferenten Zellen bestehenden gefässlosen Strang, dessen periphere Zellen sich concentrisch, dessen centrale sich zu transversalen Zellenzügen ordnen. Erstere bilden später die Albuginea, letztere dagegen, nach Auftreten von Spaltsystemen, ein Balkenwerk, welches die nach Einwachsen der Blutgefässe zu den Lacunen umgewandelten Spalten begrenzt. Gleichzeitig mit dem Einwachsen der Blutgefässe entstehen auch Fettzellen, die derart an Masse zunehmen, dass schon bei einer vier Monate alten Hündin und einem drei Monate alten Schweine fast die völlige Verfettung des Kitzlers eingetreten ist, welche namentlich am Kitzler der erwachsenen Hündin, aber auch des Schweines, der Kuh, der Katze und des Kaninchens, weniger bei Schaf und Ziege auffällt. Diese, namentlich in der Peripherie des Organes auftretenden Fetteinlagerungen lassen nur im Centrum noch den cavernösen Bau erkennen und behindern die Erectionsfähigkeit. Nur der Kitzler der Stute entwickelt und erhält den characteristischen Bau seines cavernösen Körpers.

Die Schwellkörper der Ruthe und der Harnröhre entwickeln sich aus enorm erweiterten Capillaren.

Die primitive Anlage des Ruthenschwellkörpers ist ein gefässloser Zellenstrang, dessen periphere Zellen wie beim Kitzler zur Albuginea werden und eine Menge unregelmässig angeordneter, bald Spindelform annehmender Zellen einschliessen. Diese ordnen sich zu netzförmigen Zügen und bilden die Anlage des Balkenwerks, welches mit rundlichen Zellen erfüllte Maschen begrenzt. Die Blutgefässe wachsen von der Peniswurzel aus der Länge nach in die Achse der Penisanlage ein, senden Seitenzweige in die zwischen den Balken gelegenen Räume und füllen dieselben unter Verdrängen der in ihnen liegenden Zellen mit Blut. Von den Lacunen aus führen capillare Canäle in die sternförmigen Anlagen der Venenwurzeln.

Die zelligen Trabekel und die Albuginea werden deutlich bindegewebig. Aus den intertrabeculären Zellen entstehen zum Theil längs- oder schräg verlaufende Nebenbalken, zum Theil glatte Musculatur und die Endothelwand der Lacunen. Die intertrabeculären Capillaren erweitern sich nämlich später beträchtlich und bilden so die Anlage

der cavernösen Räume. Die Entwicklung der Schwellkörper schreitet von der Peniswurzel gegen die Spitze vor.

Beim Hunde bildet sich der grösste Theil der Penisanlage zunächst in Knorpel, dann in Knochen um (Penisknochen), dessen Periost durch die Albuginea gebildet wird. Nur der caudale Theil der Penisanlage entwickelt sich in der oben beschriebenen Weise. Beim Kater entsteht durch Umwandlung des grössten Theils der Zellen in Fettgewebe ein nicht erectiles Fettpolster, nur der kleinere Theil bildet wenige Lacunen.

Die Anlage des Harnröhrenschwellkörpers beginnt früher als die des Penisschwellkörpers und übertrifft in den frühesten Stadien den letzteren bedeutend an Grösse. Der Harnröhrenschwellkörper entsteht aus einem blutgefässhaltigen Bindegewebslager, in dem von Anfang an die Arterien in bedeutend erweiterte Capillaren übergehen, die allmählich an Grösse zunehmen, während sich im Bindegewebe das aus elastischen Fasern, Bindegewebe und, namentlich beim Hengste schön entwickelten, glatten Muskelfasern bestehende Trabekelwerk differenzirt. Durch einseitige Vergrösserung der Cavernen gegenüber dem Balkenwerk entsteht der beim Pferde und Hunde besonders umfangreiche Schwellkörper der Eichel. Der sogenannte »dritte Schwellkörper« oder die »Eichelzwiebel« des Hundes wird als besonders ausgebildeter und selbständig gewordener Theil der Eichel gedeutet. Die paarige, wenn überhaupt deutliche, Anlage der Penis- und Harnröhrenschwellkörper verwischt sich sehr bald mehr oder weniger.

c) Weitere Umbildung der Keimdrüsen.

Wanderung der Eierstöcke und Hoden.

Die Eierstöcke bleiben nur bei den Fleischfressern an dem ursprünglichen Orte ihrer Entwicklung in der Lendengegend caudal von den Nieren liegen, bei den übrigen Thieren »wandern« sie, wie man zu sagen pflegt, wechselnd weit gegen das Becken zu. Selbstverständlich handelt es sich nicht um ein actives Wandern, sondern um eine Lageveränderung in Folge eines stärkeren Wachsthums der Rückenwand, durch welches die am langsamer wachsenden Leitband befestigten Ovarien oder Hoden weiter caudalwärts zu liegen kommen müssen. Gleichzeitig wird ihre Befestigung eine beweglichere. Die den Eierstock jederseits an die Urniere befestigende Bauchfellfalte, das Mesovarium, umschliesst die zum Eierstock verlaufenden Gefässe und bildet nach Rückbildung der Urniere einfach einen Theil von deren Bauchfellüberzug, der sich dann beträchtlich und gekrösartig verlängert und auf jeder Seite zum breiten Mutterbande oder Ligamentum latum wird (siehe Fig. 162). Dasselbe schliesst ausser dem Uterus auch den Eileiter, den Nebeneierstock und das Leitband oder das spätere runde Mutterband ein. Letzteres setzt sich vom Uterus aus als Eierstocksband am Uterusende des Eierstocks fest und befestigt denselben am Uterus.

Andererseits reicht es vom Uterus aus bis in die Leistengegend (Fig. 169), passirt den Leistencanal und endet in den Schamlippen.

Auch die Form der Eierstöcke ändert sich, insofern die anfänglich compacten Organe beim Schweine durch geringe Ausbildung des Eierstockstromas und Rückbildung der Markstränge mit zunehmender Entwicklung der Eifollikel traubenförmig werden.

Anfänglich liegen die Eierstöcke einfach zwischen den Blättern des in die breiten Mutterbander übergehenden Mesovariums. Die Keimplatte setzt sich dabei durch ihr cubisches Epithel und die unter dem-

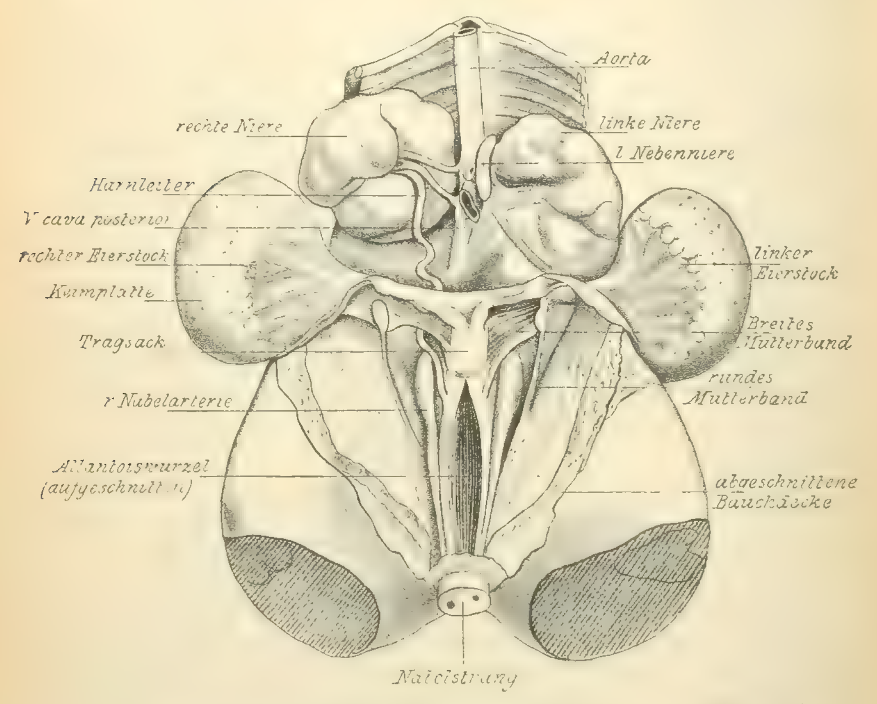


Fig. 169. Harngeschlechtsapparat von einem ca. 4 Monate alten weiblichen Pferdeembryo. Grosse $^{1}/_{2}$: 1.

selben gelegene Albuginea scharf gegen das Eierstocksgekröse ab, ein Verhältniss, das bei den Wiederkäuern zeitlebens bestehen bleibt, während bei den übrigen Hausthieren die Eierstöcke von förmlichen Eierstocktaschen umhüllt werden. Diese Taschenbildung vollzieht sich bei der Stute mit eigenthümlichen, an der Keimplatte ablaufenden Veränderungen. Nachdem nämlich die Eierstöcke des Pferdes im Verhältniss zum Embryo zu auffallender Grösse herangewachsen sind, halten sie bald schon vor, bald aber erst nach der Geburt nicht nur im Wachsthum inne, sondern nehmen (durch Schwund der Markstränge?) zunächst sogar an Grösse etwas ab. Die Keimplatte contrahirt sich narbenartig und versenkt sich von der Oberfläche ins Innere des Eierstocks, wo sie zunächst weiter wuchert und durch das Binde-

gewebe ihrer Albuginea die Markstränge grossentheils verdrängt. Dadurch wird die anfänglich im Bereiche der Keimplatte convexe Eierstocksoberfläche kahnförmig eingezogen. Durch nachträgliche Schrumpfung der Keimplatte müssen sich Uterus- und Eileiterende des Eierstocks einander immer mehr genähert werden und zugleich die Ansatzstellen des Mesovariums, welche bei der Stute an und für sich schon weiter über die Eierstocksfläche reichen als bei anderen Thieren, den Rand einer grubenförmigen Vertiefung bilden, an welcher allein die aus geplatzten Follikeln stammenden Eier den Eierstock verlassen können. Man hat diese Einziehung deshalb Emissionsgrube genannt. Sie ist beim neugeborenen Stutfohlen (Fig. 170) der Regel nach noch flach oder gar nicht entwickelt, vertieft sich aber bald nach der Geburt in der abgebildeten und geschilderten Weise und bildet bei der erwachsenen Stute eine tiefe narbenartige Einziehung.

Auch die Hoden rücken aus ihrer ursprünglichen Lage neben der

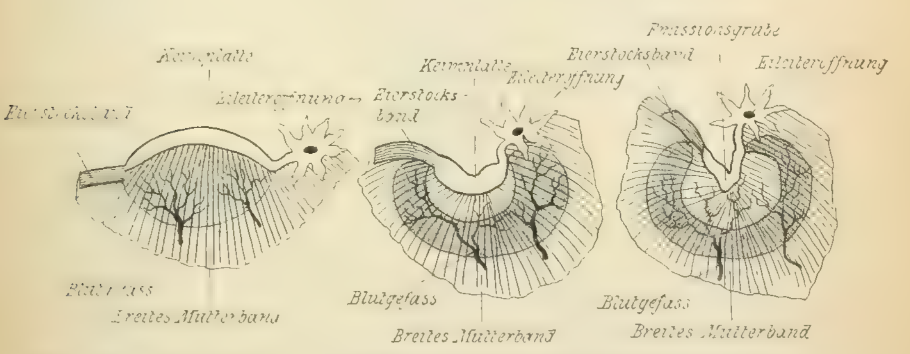


Fig. 170. Drei Schemata zur Darstellung der Bildung der Eierstockstasche und der Emissionsgrube beim Stutfohlen. Nach C. Müller. Etwas verkleinert.

Lendenwirbelsäule herab und nehmen dabei ihre Blutgefässe mit, die somit, da ihre Ursprungs- resp. Mündungsstellen aus der Aorta oder A. renalis und in die Cava posterior oder Vena renalis sich nicht ändern, aus der queren in die longitudinale Verlaufsrichtung übergehen müssen.

Das Leitband des Hodens hat sich zu einem ziemlich derben, auch glatte Muskelfaserzüge enthaltenden Strange entwickelt, der mit seinem kopfwärts gerichteten Ende am Caudalende des Hodens oder des Nebenhodens inserirt, mit seinem schweifwärts gelegenen dagegen durch den Leistencanal zum Grunde des inzwischen entstandenen Hodensacks zieht. Da das Leitband langsamer wächst als die Lendengegend, so wird der an ihm verankerte Hoden schweifwärts verrückt werden und schliesslich, wenn auch die anderen Theile der Bauchwand stark wachsen, in die Nahe des Leistenringes gelangen müssen. Nun hat sich aber in den, nur mit lockerem Gallertgewebe erfüllten, Hodensack hinein eine Ausstülpung der Fascia transversa und des Bauchfells in Gestalt des Scheidenfortsatzes oder Processus vaginalis gebildet, dessen in die Bauchhöhle führende Oeffnung (Fig. 172) als

innerer Leistenring, dessen durch die Bauchwand verlaufender canalartiger Theil Leistencanal heisst; sein blindsackförmig sich erweiterndes Ende liegt im Hodensack.

Der dorsal vom Bauchfell gelegene und unter Verkürzung des Leitbandes schweifwärts verschobene Hoden gelangt nun durch den Leistenring und Leistencanal in den Hodensack. Damit ist seine »Wanderung« vollendet. (Fig. 172 *A.* u. *B.*)

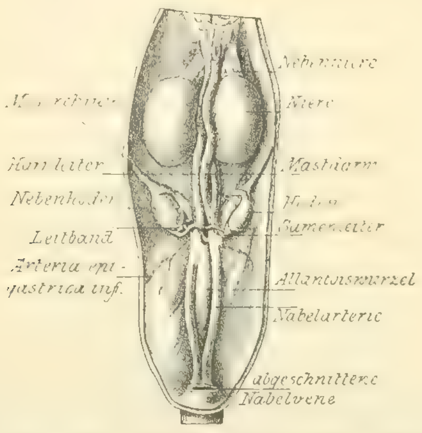


Fig. 171. Descensus des Hodens bei einem 12 *cm* langen männlichen Schafembryo. Natürliche Grösse.

Auch beim weiblichen Thiere legt sich ein rudimentärer Processus vaginalis des Bauchfells an, bleibt aber für gewöhnlich ganz unbedeutend.

Der halsartig eingeschnürte Theil des Processus vaginalis bleibt bei allen männ-

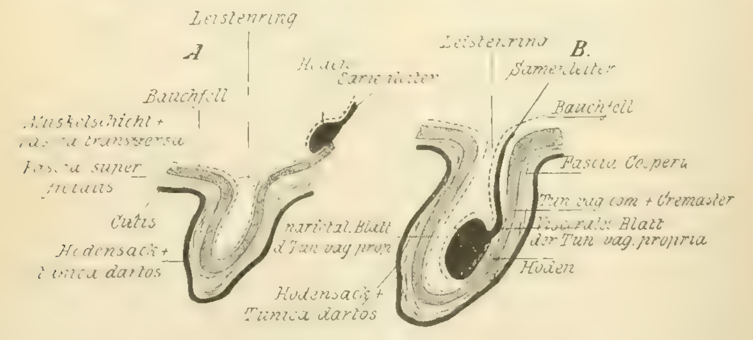


Fig. 172. *A* u. *B.* Zwei Schemata zum Descensus des Hodens und der Bildung seiner Hüllen.
A Nach den beim Embryo in Fig. 171 vorfindlichen Verhältnissen. *B* Definitiver Zustand.

lichen Hausthieren zeitlebens offen und bildet ein begünstigendes Moment für den Austritt von Darmschlingen aus der Bauchhöhle in den Processus vaginalis, für einen Leistenbruch.

Die geschilderten Vorgänge machen uns auch die Hüllen des Hodens verständlich; sie entsprechen den einzelnen Schichten der Bauchwand.

Die Hoden liegen jederseits in einer Ausbuchtung der Bauchhöhle, welche in Gestalt des Processus vaginalis mit Bauchfell ausgekleidet ist. Der extraperitoneal entstandene und somit an der Aussenfläche dieses Divertikels in den Hodensack gewanderte Hoden muss den ihn überkleidenden und mit seiner Oberfläche verwachsenden Theil des Bauchfells convex gegen die Höhle des Processus vaginalis vorwölben. Dadurch kann man an letzterem ein parietales und viscerales Bauchfellblatt unterscheiden, die beide durch eine Art mehr oder weniger deutliches Gekröse in einander übergehen können, zwischen dessen Blättern alles, was zum Hoden geht (Art spsermatica int. Nervi spermatici int.) und vom Hoden kommt (Vas deferens, Plexus pampiniformis Lymphgefässe), gelegen ist. Da die tiefere Schichte des Bauchfelles glatte Muskelfasern enthalten kann (man denke an die breiten Mutterbänder), darf auch hier das Vorkommen von glatten Muskelfaserbündeln in Gestalt des inneren Hebemuskels des Hodens oder Cremaster internus nicht befremden. Die gesammte in parietales und viscerales Blatt zerfallende Bauchfellhülle heisst Tunica vaginalis propria oder eigene Scheidenhaut des Hodens, im Gegensatz zu der mit dem Processus vaginalis des Bauchfells ebenfalls ausgestülpten Muskel- und Fascienlage der Bauchwand, welche nach aussen auf die eigene Hülle des Hodens folgt und als gemeinschaftliche Scheidenhaut des Hodens oder Tunica vaginalis communis heisst. Die auf ihrer Aussenfläche vorhandenen rothen, dem äusseren schiefen Bauchmuskel (Hund) oder dem Querbauchmuskel (Hufthiere, Katze) entstammenden Muskelbündel bilden den äusseren Hebemuskel des Hodens oder Cremaster externus.

Der Hode mit seinen Hüllen liegt dann in lockerem Bindegewebe verpackt in dem aus der Tunica dartos und der Haut bestehenden zweifächerigen Hodensack.

Uebersicht über die Hüllen des Hodens und ihr Verhältniss zu den Schichten der Bauchwand.

Bauchwand	Hüllen des Hodens
1. Bauchhaut	1. Haut des Hodensackes
2. Subcutis	2. Tunica dartos
3. Oberflächliche Bauchfascie	3. Lockeres Bindegewebe (Fascia Cooperi)
4. Muskelwand und Fascia transversa abdominis	4. Gemeinschaftliche Scheidenhaut des Hodens mit äusserem Hebemuskel desselben
5. Bauchfell	5. Eigene Scheidenhaut (parietales und viscerales Blatt)
6 Subseröse Musculatur	6. Cremaster internus oder innerer Hebemuskel des Hodens

Tabelle zur Uebersicht über die homologen Theile des Harngeschlechtsapparates bei beiden Geschlechtern und über deren Herkunft aus der indifferenten Anlage des Harngeschlechtssystems.

	Indifferente Anlage	Weibliches Geschlecht	Männliches Geschlecht
1.	Keimepithel	Eier und Follikelepithel (?)	Ursamenzellen und Samencanälchen (?)
.	Urniere: a) Sexualtheil	a) Nebeneierstock m. Marksträngen des Eierstocks (Follikelepithel?)	a) Nebenhoden, Hodennetz, gerade Hodencanälchen (Samencanälchen?)
	b) eigentlicher Urnierentheil	b) Paroophoron	b) Paradidymis
3.	Urnierengang	Gartner'sche Gänge	Samenleiter u. Samenbläschen
4.	Niere und Harnleiter	Niere und Harnleiter	Niere und Harnleiter
5.	Müller'scher Gang	Eileiter mit Fransentrichter Gebärmutter und Scheide	Hydatide des Nebenhodens Männlicher Uterus, Sinus prostaticus
6.	Leitband der Urniere	Rundes Mutterband und Eierstocksband	Leitband des Hodens oder Gubernaculum Hunteri
7.	Bauchfellüberzug der Urniere	Mesovarium und breites Mutterband	Mesorchium und Nebenhodenband
8.	Sinus urogenitalis	Scheidenvorhof	Harnröhre (pars prostatica und membranacea)
9.	Geschlechtshöcker	Kitzler	Männliches Glied
10.	Geschlechtsfalten	Bulbi vestibuli	Schwellkörper der Harnröhre und Eichel
11.	Geschlechtswulst	Hodensack	Schamlippen

Die complicirte Entwicklungsgeschichte des Geschlechtsapparates macht es begreiflich, dass vielfach Störungen in der normalen Entwicklung eintreten und dann zu sehr verschiedengradigen Hemmungsbildungen führen können.

So kann beispielsweise durch Kleinbleiben des Sinus urogenitalis mit abnormer Grössenentwicklung des Kitzlers beim weiblichen Thiere scheinbar männlicher Typus entstehen, eine Aehnlichkeit, die durch ein regelwidriges Herabsteigen der Eierstöcke in die Schamlippen, welches das Vorhandensein eines gespaltenen Hodensacks vortäuscht, noch gesteigert wird.

Andererseits können sich die äusseren männlichen Generationsorgane durch Bestehenbleiben des Sinus urogenitalis, also mangelhaften Verschluss des Geschlechtswulstes bei erhaltener Geschlechtsfurche, und Kleinbleiben des männlichen Gliedes dem weiblichen Typus nähern, eine Aehnlichkeit, welche dann noch durch das auch an und für sich bei normaler Entwicklung der äusseren Geschlechtstheile vorkommende Zurückbleiben eines oder beider Hoden in der Bauchhöhle noch vermehrt wird. Man spricht dann von unterer Penisspalte oder Hypospadie und ein- oder doppelseitigem Cryptorchismus. Gesellen sich zu diesen Missbildungen noch excessive Entwicklung von sonst der Rückbildung verfallenden Organen, also der Urnierengänge

und des Sexualtheils der Urniere beim weiblichen, der Müller'schen Gänge beim männlichen Thiere, so werden dadurch scheinbare Zwitterbildungen entstehen können, welche noch auffallender werden, wenn das betreffende, seinen Keimdrüsen nach männliche Thier (z. B. ein Schaf- oder Ziegenbock) Milch gibt.

Massgebend für das Geschlecht in solchen zweifelhaften Fällen bleibt immer die Beschaffenheit der Keimdrüsen.

Zur ächten Zwitterbildung gehört immer das Vorhandensein von mindestens zwei, nach verschiedenem Geschlechtscharacter entwickelten Keimdrüsen, also das zweifellose Vorkommen von Hoden neben Eierstöcken und umgekehrt. Aber auch die wenigen hierher gehörenden Fälle — die Mehrzahl ist ungenügend untersucht und die Deutung der vielfach mangelhaft conservirten Keimdrüsen, die entweder beide oder deren eine in den meisten Fällen auf einem indifferenten Entwicklungsstadium stehen geblieben sind, ist meist eine ganz willkürliche — können höchstens in morphologischer, nicht aber in physiologischer Hinsicht als Zwitter betrachtet werden. In keinem einzigen Falle ist nämlich bis jetzt ein functionirender Eierstock gleichzeitig mit einem functionirenden Hoden gefunden worden, stets ist vielmehr die eine Keimdrüse, auch wenn sie soweit entwickelt ist, dass ihr Werth mit Sicherheit bestimmt werden kann, rudimentär und functionslos.

Der Entwicklung des Harngeschlechtsapparates ist

d) die Entwicklung der Nebennieren

anzuschliessen, weniger wegen der nachbarschaftlichen Beziehung dieser Organe zum Harngeschlechtsapparat, als wegen der in neuester Zeit enthüllten entwicklungsgeschichtlichen Beziehungen der Nebenniere zur Geschlechtsleiste oder zur Urniere.

Während nämlich die Mehrzahl der Autoren die Marksubstanz der Nebennieren von den Ganglienanlagen des Sympathicus ableitet, entsteht die Rindensubstanz nach den Einen aus Bindegewebe (?), nach Anderen dagegen sind ihre Zellen als Abkömmlinge des Cölomepithels aufzufassen.

Dieselben sollen nämlich entweder von dem Keimepithel des cranialsten Theils der Geschlechtsleiste oder von dem cranialsten Ende der Urniere aus entstehen. Es soll ein Theil der aus dem Epithel der Malpighischen Körperchen der Urniere hervorgeprossten Markstränge in die Nebenniere einwachsen und deren Rindenzellen bilden. Später löst sich der Zusammenhang zwischen Urniere und Nebenniere und letztere kann eine Zeit lang die Niere bedeutend an Grösse übertreffen, bleibt dann aber parallel dem Alter des Thieres mehr und mehr im Wachsthum hinter der Niere zurück.

—

III. Hauptstück: Die Eihüllen.

Veränderungen des Uterus während Brunst und Trächtigkeit.

Die sonst mässig blutreiche, nur von einem dünnen Schleimbelage bedeckte Uterinschleinhaut wird während der Brunst sehr blutreich, geschwellt, und es kommt zu einer erhöhtem vielfach spezifisch riechenden Schleimabsonderung, die sich bis zum Ausfluss aus den ebenfalls stark geschwellten äusseren Geschlechtstheilen steigern kann. Dabei finden stets grössere oder kleinere Blutungen, entweder nur in das Schleimhautgewebe (kleinere Wiederkäuer, Pferd, Schwein) oder auf die Schleimhautoberfläche und in die Uterushöhle statt (Kuh, Hündin, seltener Stute).

Ich habe gezeigt, dass die bei Schafen kurze Zeit nach der Brunst oder in den ersten Wochen der Trächtigkeit, mitunter sehr auffallenden und ausgebreiteten melanotischen Färbungen der Uterusschleimhaut durch Wanderzellen veranlasst werden, welche die gelegentlich der Brunstblutungen in der Schleimhaut sich bildenden Farbstoffschollen aufnehmen, in Melanin umwandeln und an die Schleimhautoberfläche transportiren, wo sie selbst zerfallen und das Pigment gelost und resorbirt wird.

Diese Blutüberfüllung erhält sich nach einer fruchtbaren Begattung während der ganzen Tragezeit und liefert das Material zur Ernährung und Athmung der Eier.

Bei den trächtigen Fleischfressern kommt es zu fortgesetzten grösseren oder kleineren Blutungen in die Uterushöhle; das zwischen Ei und Uterusschleimhaut ergossene Blut dient zur Ernährung des Eies.

Das Epithel der lebhaft gerötheten oder braunrothen (Stute) stark durchsafteten Schleimhaut stösst seine Flimmerhaare ab; die sehr unpassenderweise als »Uterindrüsen« bezeichneten schlauchförmigen Ausbuchtungen, welche nur als Oberflächenvergrösserung der absondernden Schleimhaut zu deuten sind, verlängern und schlängeln sich; ihre Mündungen erweitern sich beträchtlich und auf der ganzen Schleimhautoberfläche kommt es zur Absonderung einer zur Ernährung des Eies dienenden eiweisshaltigen Flüssigkeit, die entweder ohne zellige Bestandtheile oder als eine an fettig zerfallenden Leucocyten und stäbchenförmigen Eiweisscrystalloiden reiche Emulsion (Wiederkäuer, speciell Schaf) in morphologischer und chemischer Hinsicht unreifer Milch- oder dem Colostrum sehr nahe steht und Uterinmilch genannt wird.

Ueber dieselbe wird bei den Eihäuten eingehender gehandelt werden.

Ueber die Art der Absonderung und die Zusammensetzung dieser Ernährungsflüssigkeit bei den übrigen Säugern liegen Untersuchungen vor, die wahrscheinlich machen, dass auch vielfach das Epithel der Uterusschläuche (Uterindrüsen) sich an der Bildung der Einahrung betheiligen kann. Namentlich beim Schweine, weniger bei der Hündin, der Stute und der Kuh sah auch ich massenhafte

comprimirte (und ihren Inhalt entleerende oder degenerirende) sich stärker färbende stäbchenförmige oder unregelmässig gestaltete Zellen zwischen den gewöhnlichen, etwas gequollenen Epithelien.

Der im Cervicalcanal abgesonderte Schleim vermehrt sich und bildet schliesslich einen, namentlich bei der Kuh, auffallenden ausserordentlich zähen glasartigen, in die Scheide herein hängenden Propf, der bei der Geburt als ein oft meterlanger Schleimstrang ausgepresst wird.

Die Muscularis des Uterus verdickt sich in den ersten Trächtigkeitsmonaten etwas unter Vergrösserung und Neubildung glatter Muskelzellen. In späteren Trächtigkeitsperioden dagegen bleibt ihre Dicke sogar unter der Dicke am nicht trächtigen Uterus zurück.

Bezüglich der Lage der Früchte im Uterus sei bemerkt, dass bei allen Haussäugethieren der Rücken des Embryo in späteren Entwicklungsstadien stets gegen die Convexitat des Uterushornes gekehrt ist, und dass alle Föten Geradlagen, bei Uniparen zugleich auch meist Kopfendlagen einnehmen.

Die Lageverhaltnisse in der ersten Zeit der Trächtigkeit sind noch ungenügend untersucht. Beim Schafe und Schweine fand ich den Emryonalschild zuerst parallel zur Längsachse des Eies gerichtet. Während seiner ventralen Einrollung liegt dann der Embryo meist quer zur Längsachse des Eies und mit seiner linken Seite der Allantois auf, um sich später nach der Aufrollung wieder parallel zur Längsachse des Eies bald in Kopf-, bald in Beckenlage zu stellen. Bei dem Pferde und den Raubthieren dagegen steht der Schild anfanglich senkrecht auf der langen Eiachse, später stellt sich der Embryo ebenfalls parallel zu ihr.

Bei Thieren mit typischem Uterus bicornis (Pferd, Wiederkäuer) liegt die Frucht entweder in einem Horne, oder im Cavum uteri. Bei Doppelträchtigkeit birgt jedes Horn eine Frucht. Ich fand zwar bei kurze Zeit trächtigen Schafen mehrmals zwei Früchte in einem Horne, doch bleibt fraglich, ob nicht später in solchen Fällen eine Verschiebung eintritt, die in je einem Horne eine Frucht unterbringt. Die Vertheilung mehrerer Früchte multiparer Thiere ist in beiden Uterushälften meist ziemlich gleichmässig. Unregelmässigkeiten können freilich durch das Absterben einer oder der anderen Frucht (namentlich bei Schweinen häufig) veranlasst werden, sich aber auch nachträglich wieder ausgleichen. Von Anfang an können aber auch Unregelmässigkeiten dadurch entstehen, dass eine Uterushälfte taubbleiben kann (Schwein, Raubthiere). Die einzelnen Früchte liegen der Regel nach bei den Multiparen in ziemlich regelmässigen Abständen entweder in den darmähnlich gewundenen und überall ziemlich gleich weiten (Schwein) Uterushörnern, oder sie sind von den stark erweiterten und gegen die zwischen ihnen gelegenen Regionen scharf sich absetzenden blasenartig erweiterten und verdünnten Ei- oder Fruchtkammern umschlossen (Raubthiere, Nager).

Da die Fruchtkammern in späteren Trächtigkeitsperioden an den auf die verschiedenste Weise verbogenen und geknickten Hörnern eine

sehr wechselnde Lage haben, so wechselt damit auch die Lage der Embryonen im Mutterleibe, trotz ihrer Orientirung mit dem Rücken gegen die Convexität des Hornes, sehr beträchtlich.

Der Form nach alteriren im Uterus die Lagen in der Weise, dass auf je eine Kopfendlage eine Beckenendlage oder umgekehrt folgt.

XVI. Kapitel. Von den Ei- und Fruchthüllen im Allgemeinen.

Die sich entwickelnde Frucht ist eingeschlossen von verschiedenen Hüllen. Man hat zu unterscheiden:

1. Accessorische oder mütterliche Hüllen, die dem Ei von aussen, vom mütterlichen Organismus aufgelagert werden und
2. vom Embryo oder dem Eie selbst gebildete Eihäute oder Embryonalhüllen.

Die erste Gruppe kann wieder, je nachdem sie um das Ei schon im Eierstocke ausgeschieden werden, in primäre, oder wenn sie vom Eileiter oder Uterus geliefert werden, in secundäre accessorische Eihüllen geschieden werden.

Von primären accessorischen Hüllen kennt man am Ei unserer Haussäuger nur die von den Epithelien des Eihügels producirte Eikapsel oder Zona pellucida.

Eine von älteren Autoren an dem Eierstocksei beschriebene Dotterhaut, also eine Ausscheidung des Eileibes, gibt es nach meinen Erfahrungen an keinem Eierstocksei eines Haussäugers. Ob sich eine solche in Folge des Eindringens der Samenzelle (siehe Befruchtung) bildet, steht dahin. Eine im Eileiter um das Ei gebildete secundäre accessorische Hülle kennt man als Gallertschichte nur beim Kaninchen, dem Pferde und gewissen Beutelthieren.

Da die Eikapsel bei allen unseren Thieren mit alleiniger Ausnahme des Pferdes sehr bald an dem im Uterus angekommenen Ei schwindet, liegt letzteres als Keimblase zur Zeit der Anlage des Embryonalschildes oder auch schon etwas früher nackt in der Uterushöhle. Die Eikapsel hat somit nur eine vorübergehende Bedeutung als provisorisches Schutzorgan, das die Furchungszellen so lange umhüllt, bis der nöthige Zellkitt sie genügend fest miteinander verbindet.

Je nach dem Verhalten der Uterinschleimhaut dem Ei gegenüber pflegt man die Säugethiere in zwei grosse Gruppen zu trennen:

I. Indeciduaten (niedere Säuger, Hufthiere), deren Ei sich an die hauptsächlich der Fläche nach vergrösserte Uterusschleimhaut entweder mit glatter Oberfläche anlegt oder sich zwar durch Zotten, welche es in vorgebildete oder neugebildete Schleimhautvertiefungen hineintreibt, inniger befestigt, aber bei der Geburt ohne nennenswerthe Verletzung der Uterusschleimhaut und ohne Blutung aus derselben dadurch ausgestossen wird, dass die Zotten einfach aus den Nischen ausgepresst werden.

II. Deciduaten (Raubthiere, Nager, Insectenfresser, Affen, Mensch), bei denen die auch meist in der Dicke stark gewucherte Schleimhaut des Uterus das Ei in mehr oder weniger ausgiebiger Weise umkammert, oder nur an gewissen Stellen, an welchen sie mit dem, complicirtere Haft- und Saugwurzeln in Gestalt gefässhaltiger Zotten ausbildenden, Ei in innigere Verbindung tritt und sich kuchenförmig verdickt.

Diese Schleimhautwucherungen werden bei der Geburt mit dem Eie, begleitet von grösseren oder kleineren Blutergüssen aus der Uterusschleimhaut abgestossen und sind deshalb hinfällige Haut oder Decidua genannt worden.

In der Decidua besitzen also die Eier dieser Thiergruppen eine mehr oder weniger ausgebildete ganze oder partielle accessorische den Indeciduaten fehlende Eihülle.

Indeciduaten und Deciduaten erscheinen übrigens durch mannichfache Uebergangsformen mit einander verbunden.

Die Bildung von Embryonalhüllen oder Eihäuten führt theils zu Schutzeinrichtungen für die Frucht, theils bezweckt sie engere anatomische und physiologische Verbindung des Eies und seiner Anhänge mit der Uterusschleimhaut behufs Athmung und Ernährung des Embryo.

In dieser Richtung sind bei allen Säugern zu unterscheiden:

1. das niemals eigene Blutgefässe besitzende Amnion und das mit der Amnionbildung gleichzeitig entstehende amniogene Chorion.

Ueber die Entstehung beider, sowie über die durch das Keimblasencölom vom amniogenen Chorion abgespaltete Nabelblase ist schon früher auf Seite 327 u. ff. gehandelt worden. Bezüglich der Amniosflüssigkeit bleibt noch zu erwähnen, dass sie am ganz jungen Ei nur in geringen Mengen vorhanden, etwa gegen die Mitte der Trächtigkeit ihr Maximum erreicht, um dann gegen Ende derselben wieder relativ abzunehmen.

Amnion und Amniosflüssigkeit zusammen mit dem amniogenen Chorion bilden eine, den Embryo möglichst vor Insulten bewahrende Schutzvorrichtung. Die Amniosflüssigkeit erleichtert zugleich seine Bewegungen und verhindert Verwachsungen der Körperoberfläche mit der Innenfläche des Amnion. Gegen Ende der Trächtigkeit werden nicht unbedeutende Mengen von Amniosflüssigkeit vom Embryo verschluckt, und die zufälligen Beimengungen desselben (Lanugo, Epidermiszellen etc.) gerathen dann in den Darm und werden zu Bestandtheilen des durch die Galle dunkel gefärbten sogenannten Darmpechs (Meconium). Als nur einigermassen wichtige Nahrung für den Embryo kann die verschluckte Amniosflüssigkeit nicht betrachtet werden. Ebensowenig kann ich eine vielfach angenommene Resorption der Amniosflüssigkeit durch die Haut des Embryo anerkennen. Die Ernährung des letzteren findet, wie gleich gezeigt werden soll, durch ganz andere Einrichtungen statt. Die Amniosflüssigkeit ist ein Transsudat aus den reichlichen

Hautgefässen des Embryo, später stammt sie möglicherweise auch aus den das Amnion umspinnenden Gefässen der Allantois. Durch die in späteren Entwicklungsperioden eintretende Verdickung und Verhornung der Epidermis, sowie durch die Schrumpfung der das Amnion überziehenden Allantoisgefässe erklärt sich die allmähliche Abnahme der Amniosflüssigkeit, in welche gegen Ende der Trächtigkeit auch Harn (daher ihr Harnstoffgehalt!) und Speichel (bei den Wiederkäuern) gelangen können.

Beim Wiederkäuer ist das Amnioswasser von der Mitte der Trächtigkeit ab eine gelbliche, stark schleimige Flüssigkeit von alcalischer Reaction, beim Schweine ist es trüb aber ebensowenig wie beim Raubthiere schleimig; beim Pferde ist es eine gelbliche oder gelbbraune Flüssigkeit von neutraler Reaction.

Als weitere Fruchthüllen sind anzuführen:

2. der Dottersack oder die Nabelblase,

3. der Harnsack oder die Allantois,

4. das durch die Verwachsung der gefässhaltigen Allantois mit dem amniogenen Chorion gebildete Allantois- oder Gefässchorion;

5. der Nabelstrang verbindet den Embryo mit seinen Anhängen.

Zum richtigen Verständniss der unter 2., 3. und 4. angeführten Fruchthüllen muss an die Bedeutung des Dottersackes bei den niedersten eierlegenden Säugern angeknüpft werden. Bei ihnen (Ameisenigel, Schnabelthier) enthält der Dottersack den Nahrungsdotter und sein reichliches Gefässnetz ist mit dessen Aufsaugung betraut. Durch seine oberflächliche, dicht unter der für Luft durchgängigen Eischale befindliche, Lage ist dieses Blutgefässnetz im Stande, durch Kohlensäureabgabe und Sauerstoffaufnahme auch als Athemorgan zu functioniren. Der grosse und gefässreiche Dottersack ist dann sowohl Ernährungs- als Athemorgan des Embryo. Durch den längeren Aufenthalt des Eies im Uterus und den damit allmählich eintretenden Verlust des Nahrungsdotters bei den höheren Säugern ging jedoch der Dottersack dieser wichtigen Functionen mehr und mehr verlustig und wurde zur viel weniger bedeutungsvollen Nabelblase. Ihr Gefässnetz kann zwar noch vorübergehend zur Aufsaugung der von der Uterusschleimhaut abgesonderten eiweisshaltigen Flüssigkeit und zu einer Art primitiven Athmung verwendet werden, aber diese Einrichtung reicht auf die Dauer der Entwicklung nicht mehr aus, da ja jetzt die Quelle zur Ernährung und Athmung des Embryo ausserhalb des Eies in den in der Uterusschleimhaut befindlichen mütterlichen Blutgefässen gegeben ist, zu welchen zunächst das amniogene Chorion schon durch seine oberflächliche Lage in viel nähere Beziehung treten kann als die Nabelblase. Die Art und Weise, wie sich das amniogene Chorion zur Uterusschleimhaut verhält, ist bei den verschiedenen Säugergruppen eine sehr verschiedene.

a) bei den nieder stehenden Cloaken- und Beutelthieren wird das amniogene Chorion durch das Keimblasencölom nur unvollständig von

der grossen Nabelblase abgetrennt. Die Nabelblase übernimmt durch ihre Gefässe noch wie bei den eierlegenden Säugern die Function der Athmung und Ernährung, ja sie kann sogar durch Zottenbildung am vegetativen Pole des Eies (siehe auch Pferdeei) in innigere Beziehung zur Uterusschleimhaut treten, und man nennt dann diese wechselnd grosse rundliche Stelle, an der die gefässhaltige Nabelblase am vegetativen Pole des Eies nicht vom amniogenen Chorion geschieden, sondern durch gefässhaltigen Mesoblast mit dem Keimblasenectoblast in Zusammenhang geblieben ist (Fig. 174), eine Dottersack- oder Nabelblasenplacenta. Neben derselben bleibt das amniogene Chorion in seiner ursprünglichen gefässlosen Beschaffenheit mit glatter zottenloser Oberfläche bestehen bis zur sehr früh eintretenden Geburt. Da das amniogene Chorion den Falten der gefässreichen Uterusschleimhaut anliegt, kann es durch Aufnahme von flüssigem Nährmaterial aus den mütterlichen Blutgefässen und dessen Weiterleitung neben der Nabelblase zu einem Ernahrungs- und Respirationsorgan für den Embryo werden. Da solchen Thieren somit ein eigentliches Zottenchorion fehlt, nennt man sie Mammalia achoria. Sie werden sehr früh und unreif geboren, in Hautbeuteln (Beutelthiere) völlig ausgetragen und dabei durch das Secret von Haut- oder Milchdrüsen ernährt.

b) Das amniogene Chorion tritt in innigere Beziehung zur Uterusschleimhaut; es bleibt nicht glatt, sondern treibt gefässlose Falten und Zotten mit bindegewebiger Grundlage und epithelialem Ueberzuge, die sich in neugebildete oder vorgebildete Vertiefungen und Nischen der Uterusschleimhaut einsenken. Dadurch wird die Verbindung von Mutter und Ei eine innigere, während zugleich eine bedeutend grössere resorbirende Oberfläche ausgebildet wird. Je mehr auch die Uterusschleimhaut durch Falten und Grubenbildung sich vergrössert, um so inniger werden sich die Beziehungen zwischen ihr und dem Eie gestalten müssen. Diese Verhältnisse werden noch besonders wichtig durch die ausgiebige Entwicklung der

Allantois, die eigentlich nichts anderes als ein durch eine Ausstülpung des Darmes entstandener, ausserhalb des Embryo gelegener, sehr gefässreicher Harnsack ist (Figg. 29, 73 *B*), welcher durch einen, den Nabelstrang passirenden engen Canal mit dem Scheitel der embryonalen, in der Bauchhöhle gelegenen Harnblase oder der Allantoiswurzel in Communication steht (Fig. 169). Als Darmausstulpung muss der Harnsack eine innere Epithelschichte (ausgestülpten Darmentoblast) und eine gefässhaltige Bindegewebswand (visceralen Mesoblast) besitzen. Letztere scheidet sich bei fortschreitender Entwicklung in die eigentliche Gefässschichte und die zwischen ihr und dem Harnsackepithel gelegene, aus Gallertgewebe bestehende Zwischenschichte. Der Harnsack wachst zwischen Amnion und Nabelblase in das Keimblasencölom vor (Fig. 29), bleibt aber bei den niedersten Säugern (Beutlern) klein und erreicht die Innenfläche des amniogenen Chorion nicht. Bei den höheren Typen dagegen wird er gross, lesgt ich der Innenfläche des

amniogenen Chorions an und verwächst entweder nur an einer umschriebenen Stelle mit demselben oder aber er füllt allmählich das ganze Cölom aus und legt sich dabei sowohl der Aussenfläche des Amnion als der Innenfläche des amniogenen Chorions an, umspinnt das erstere mit Gefässen und führt dem letzteren Gefässe zu, die alsbald in die Zotten des amniogenen Chorions einwachsen. So erhält das Ei einen neuen, durch seinen Reichthum an Blutgefässen vorzüglich functionirenden Respirations- und Resorptionsapparat, das *Gefäss-* oder *Allantoischorion*, neben dem die Nabelblase überflüssig wird und sich früher oder später mehr oder weniger ausgiebig zurückbildet.

Nun werden auch die Früchte länger ausgetragen und entwickelter geboren. Thiere, deren Eier ein solches Gefässchorion ausbilden, bezeichnet man als *Chorionthiere* oder *Mammalia choriata*.

Die in der Allantois enthaltene *Flüssigkeit* ist in der Hauptsache embryonaler Harn von ursprünglich klarer bernsteingelber, später aber schmutzig bräunlicher Farbe (*Hufthiere*). Beim *Fleischfresser* soll dieselbe schwach sauer, bei den *Hufthieren* neutral oder alcalisch reagiren.

Das Allantoischorion zeigt sehr wesentliche Schwankungen nach Form, Ausdehnung und Zottenbestand, welche zur Zeit nur eine ziemlich gezwungene Eintheilung zulassen.

1. Die Allantois vascularisirt das *ganze* amniogene Chorion. Die gesammte Oberfläche des so gebildeten Allantoischorion trägt
   a) nur Falten und einfache (*Schwein*) oder kleine, sehr dicht stehende verästelte Zottenbüschel (*Pferd*) und wird in diesem Falle als *Placenta diffusa* bezeichnet, oder
   b) das Allantoischorion treibt nur an gewissen mehrfachen Stellen besonders ausgebildete Zottenbüschel, die *Cotyledonen* oder, wegen ihrer rundlichen Form, auch *Fruchtkuchen* oder *Placentae fötales* genannt werden und sich in entsprechende rundliche gewucherte Stellen der Uterusschleimhaut, die *Carunkeln* oder *Mutterkuchen*, *Placentae uterinae* oder *maternae* einsenken (*Wiederkäuer*). Man bezeichnet die Gesammtheit dieser Placenten auch als *Placenta multiplex*, im Gegensatz zur *Placenta diffusa*.

   } Indeciduaten.

2. Die Allantois legt sich nur an *einer* circumscripten
   a) rundlichen Stelle dem amniogenen Chorion an und vascularisirt einen, nur an dieser Stelle besonders entwickelten, Zottencomplex oder den *scheibenförmigen Fruchtkuchen*, *Placenta discoidea fötalis*, mit dem sich eine ebenfalls scheibenförmige, stark in die Dicke gewucherte Schleim-

   } Deciduaten.

hautportion des Uterus als Placenta discoidea uterina auf's Innigste verbindet (Nagethiere, Insektenfresser, Affen, Mensch); oder

b) die Allantois vascularisirt nur eine gürtelförmige, verästelte, zottentragende Zone, während die Eienden glatt und zottenlos bleiben, und bildet so eine Placenta zonaria foetalis, der wieder eine Placenta zonaria uterina entspricht (Fleischfresser).

Deciduaten.

Weder bei Deciduaten noch Indeciduaten kommt es — die Placenta mag gebaut sein, wie sie will — zu Anastomosen der mütterlichen und fötalen Blutgefässe. Beide sind und bleiben selbstständig. Mütterlicher und embryonaler Blutstrom circuliren stets durch das Endothel der Gefässe und die, freilich in späteren Stadien zum Theil sehr abgeflachten, Epithelien der Chorions und der Uterusschleimhaut geschieden aneinander vorbei. Dabei kommt es aber zum Austausch von flüssigen und gasförmigen Stoffen auf dem Wege der Osmose zwischen dem Blute der Mutter und der Frucht.

5. Die Verbindung des Embryo mit seinen Anhängen geschieht durch den Nabelstrang oder Funiculus umbilicalis, der somit enthalten muss:

1. den Nabelblasenstiel, welcher, begleitet von den in frühen Perioden blutreichen Nabelblasengefässen, nichts anderes als der solide Rest des ursprünglich die Nabelblasenhöhle mit der Mitteldarmlichtung verbindenden Nabelblasenganges ist, und
2. den Urachus oder das zwischen den beiden Nabelarterien gelegene röhrenförmige Verbindungsstück zwischen dem Scheitel der embryonalen Harnblase und dem exoembryonalen Harnsack. Der Urachus ist nach Angaben der Autoren bei allen Haussäugethieren mit Ausnahme der Fleischfresser bis zur Zeit der Geburt wohl entwickelt und durchgängig. Die neben ihm verlaufende Nabelvene führt das Blut aus der Allantois, respective der Placenta fötalis in den Embryo zurück (Näheres hierüber siehe unter: Embryonaler Kreislauf).
3. Sämmtliche Gebilde sind nicht nur durch ein reichliches, der Zwischenschichte der Allantois zugehöriges Gallertgewebe oder die Wharton'sche Sulze zusammengehalten, sondern auch noch in bestimmter Ausdehnung vom Amnion umscheidet.

Diese Amniosscheide des Nabelstrangs geht am Nabelring in die Cutis des Embryo am distalen Theile des Nabelstrangs ins Amnion über. Beim Pferde, Schweine und den Raubthieren glatt, trägt sie beim Wiederkäuer kleine käsefarbige, gefässlose Epithelzotten (Fig. 186).

Kein Hausthier besitzt einen relativ so langen Nabelstrang, wie der Mensch. Den relativ längsten Nabelstrang hat das Pferd und Schwein, den kürzesten die Fleischfresser, in der Mitte stehen die Wiederkäuer.

Kapitel XVII: Von den Eihüllen im Besonderen.

A. Indeciduaten.

I. Perissodactylen oder Einhufer.

Pferd.

Tragezeit: Die Stute trägt im Mittel 12 Mondsmonate zu 28 Tagen. Zahl der Jungen: 1, selten 2; in letzterem Falle werden selbe meist nicht ausgetragen.

Ueber die ersten Entwicklungsvorgänge des Pferde-Eis ist ebenso wenig bekannt, wie über die Zeit, welche das Ei nach seinem Austritte aus dem Ovarium zur Passage durch den Eileiter braucht. Man schätzt letztere gewöhnlich auf 8—10 Tage.

Das im Uterus angekommene Ei bleibt noch verhaltnissmässig lange Zeit und bis zu bedeutender Grösse kugelförmig. Eier vom 21. Tage schwanken zwischen 1,3—3,5 *cm* Länge, besitzen ovale Form und liegen

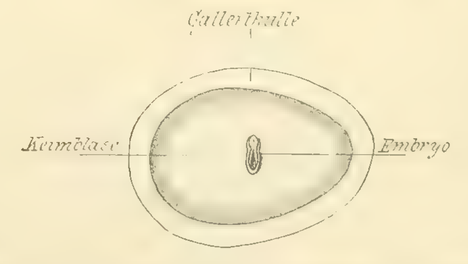


Fig. 173. Pferdeei vom 21. Tage nach der Begattung im optischen Durchschnitt. Nach P. Martin. Natürliche Grösse.

als etwa zur Hälfte mit Flüssigkeit erfüllte Blasen mässig gefaltet im caudalwärts gelegenen Ende der Uterushörner. Sie besitzen eine ca. 4 *mm* dicke, aus mehrfachen geschichteten Lamellen und netzförmig dazwischen angeordneten Fäden (Gerinnseln?) bestehende Gallerthülle, die wahrscheinlich vom Eileiter abgeschieden wird und von welcher die gequollene Eikapsel nicht mehr zu unterscheiden ist. Die Keimblase besteht durchweg aus Ectoblast und Entoblast. Mesoblast reicht noch wenig über die nächste Umgebung des schuhsohlenförmigen, vier Ursegmente besitzenden Embryo hinaus. Letzterer ist quer zur Längsachse des Eies gestellt. Cölombildung hat weder im Bereiche der Keimblase noch innerhalb des Embryo begonnen. Amnionbildung zeigt die allerersten Anfänge. Herz und Gefässe fehlen noch vollständig.

Das Keimblasencölom bildet sich sehr langsam aus und spaltet das amniogene Chorion nur etwa bis zum Aequator des Eies ab. Die grosse, sehr gefässreiche, am 28. Tage nur mehr von einer Arterie und Vene versorgte Nabelblase bleibt zunächst ebenfalls kugelig und in grosser Ausdehnung durch ungespaltenen Mesoblast mit dem Keim-

blasenentoblast verbunden. Diese Stelle functionirt, wie vergleichend embryologische Untersuchungen zeigen, vorübergehend als Placenta, und muss als Nabelblasen- oder Dottersackplacenta bezeichnet

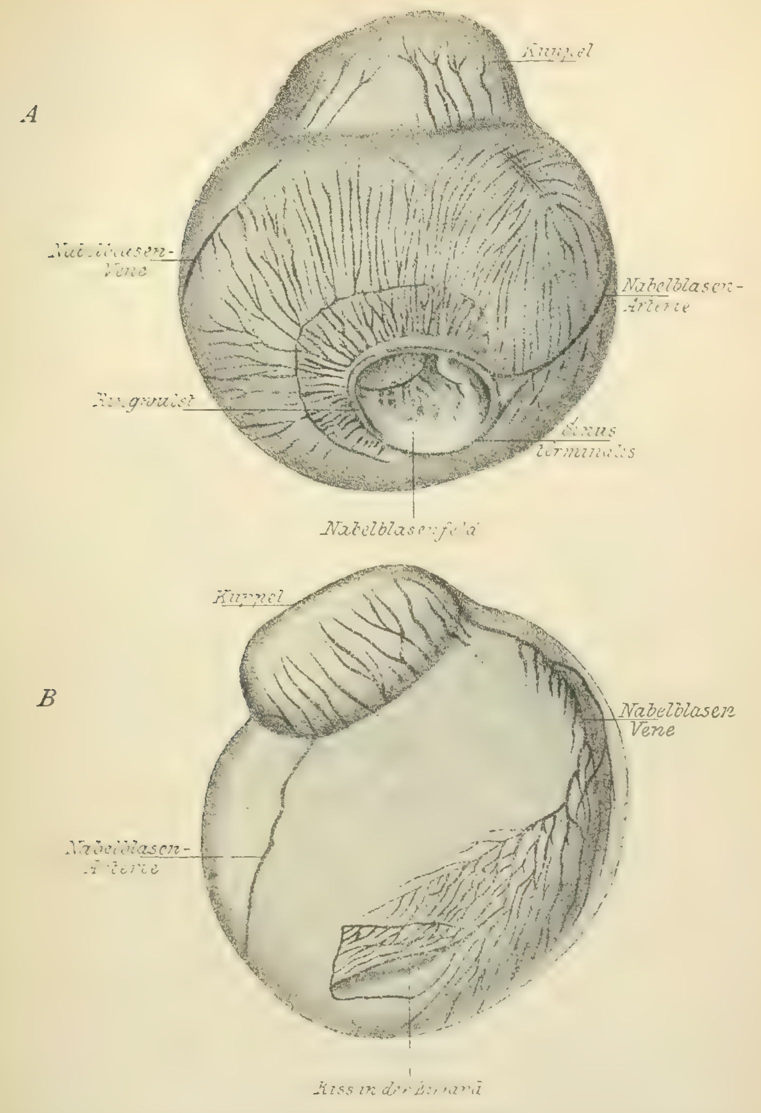


Fig. 174. *A* Pferdeei vom 28. Tage nach der Begattung von 4,2 *cm* längstem Durchmesser; etwas vergrössert. *B* Dasselbe Ei von der anderen Seite.

werden. Unter Rückbildung ihrer Gefässe schrumpft dieselbe bald narbig ein und bildet ein stark verdicktes, aus schwieligem Narbengewebe bestehendes, am vegetativen Pole gelegenes gerunzeltes Feld, welches von

einem ringförmigen Wulste und dem Randsinus umrahmt ist. Ich habe diese durch Rückbildung der Dottersackplacenta entstandene physiologische Narbe **Nabelblasenfeld** genannt (Fig. 174 *A*).

Die über dem Aequator gelegene Eihälfte entwickelt sich allein weiter, indem die relativ spät, etwa zwischen dem 24. und 26. Tage auftretende, blasenförmige **Allantois** sich über die rechte Seite des nun vom Amnion umschlossenen und mit seiner linken Seite der Nabelblase aufliegenden Embryo herüberschlägt und pilzhutförmig zwischen amniogenem Chorion und Nabelblase in der Richtung der Pfeile in

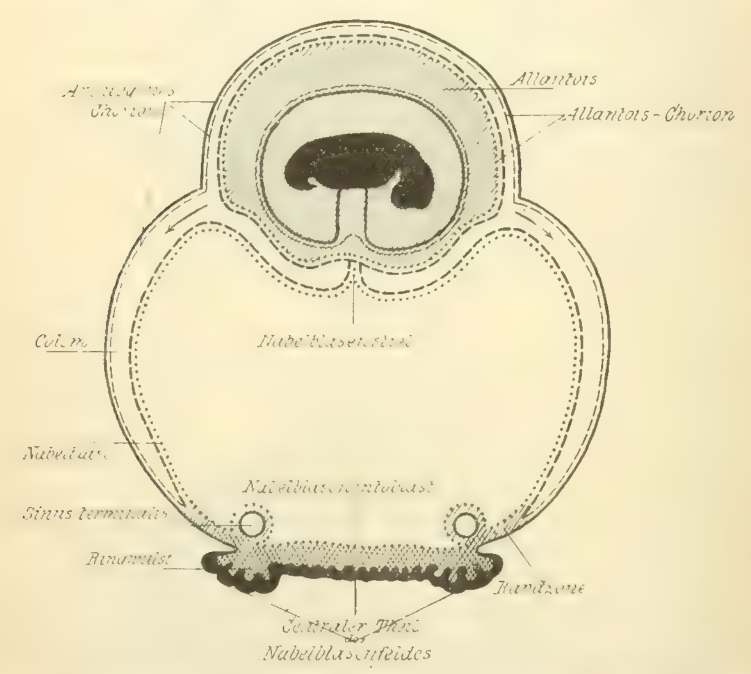


Fig. 175. Halbschematische Darstellung des Verhaltens der Eihäute in dem in Fig. 174 *A* u. *B* abgebildeten Pferdeei vom 28. Tage.

Der Embryo ist schwarz. ——— Ectoblast ..... Entoblast. - - - - - - parietaler Mesoblast. ▪ ▪ ▪ ▪ ▪ visceraler Mesoblast.

Fig. 175 bis zum Rande des Nabelblasenfeldes vorwächst. Sie buchtet dabei, ehe sie mit dem amniogenen Chorion verwachsend das Allantoischorion bildet, ersteres in Gestalt einer Kuppel über dem Embryo empor. Am Nabelblasenfeld reicht das Keimblasencölom nur bis in die Nähe der ringförmigen Endausbreitung der Nabelblasenarterie oder des **Sinus terminalis**, der noch von einer mehrere Millimeter breiten Zone von ungespaltenem Mesoblast, der **Randzone**, umrahmt bleibt. Das narbige Nabelblasenfeld ist innen vom Dottersackentoblast, aussen von polsterartig verdicktem Ectoblast überzogen. Zwischen beiden liegt ungespaltener, noch Gefässreste enthaltender, narbig verdickter Mesoblast.

Der Fläche nach hat man am Nabelblasenfeld zu unterscheiden:

1. den innerhalb des Sinus terminalis und des Ringwulstes gelegenen narbigen centralen Theil und
2. die in seiner Peripherie von der Nabelblasenwand und dem amniogenen Chorion gebildete Randzone.

Erst in der 6. und 7. Woche beginnt das Ei aus der Form einer 12—14 *cm* im Durchmesser haltenden schlaffen Hohlkugel sich in einen zweihörnigen Sack umzuwandeln. Der Embryo liegt mit dem Rücken gegen den inneren Muttermund, das Nabelblasenfeld an der concaven Seite des Eis zwischen den beiden Eizipfeln. Das Allantoischorion, welches zuerst nur durch Verwachsung der Allantois an einem rundlichen Bezirke im Bereich der Kuppel sich anlegte, ist nun völlig ausgebildet, aber noch zottenlos, nur mit vielen, kleine rundliche Nischen umgrenzenden Fältchen versehen. Das Ei löst sich auch jetzt noch leicht durch seine eigene Schwere von der Uterusschleimhaut ab. Die Allantois ist nun über das Amnion und die Innenfläche des amniogenen Chorions bis zum Gegenpol heruntergewachsen und schlägt sich peripher von dem Nabelblasenfeld auf die Innenfläche des amniogenen Chorions um. Mit letzterem ist sie bereits locker verwachsen.

Durch diese Anordnung und durch die fortschreitende Rückbildung der bald birnförmig, später spindelförmig werdenden und in zahlreiche Längsfalten gelegten Nabelblase lassen sich am Nabelstrang des Pferdes zwei Portionen unterscheiden, nämlich eine mit dem Nabelstrang unserer übrigen Typen gleichwerthige Amniosportion und eine peripher davon gelegene, von der Allantois umscheidete, nur die Nabelblase enthaltende Allantoisportion (siehe Fig. 178). In dem lockeren Allantoisüberzug der Nabelblase verlaufen die stark schraubenförmig gewundenen beiden Nabelarterien und Venen. Der Nabelblasenstiel ist nun obliterirt, der Urachus dagegen noch offen. Die jetzt gelbbräunliche birnförmige Nabelblase misst noch 4,2 *cm* in der Lange und 4 *cm* in grösster Breite. Gegen ihre Lichtung springen stark gefässhaltige, coulissenförmige Längsfalten vor. Sie enthält eine eiweissreiche Flüssigkeit und feine nadelförmige Crystalle.

Der centrale Theil des Nabelblasenfeldes verkleinert sich durch Schrumpfung, seine Randzone aber hat an Umfang etwas zugenommen und ist jetzt auch bei Betrachtung von der Aussenflache her sehr deutlich. Zu beiden kommt dann noch die, zum Theil in Gestalt eines gefalteten Bandes auffallende, intermediäre Zone, eine zwischen dem Nabelblasengrunde und der Umschlagsstelle der Allantois auf das amniogene Chorion nur aus amniogenem Chorion bestehende Zone (Fig. 176 *A* u. *B*).

Die narbige Schrumpfung des gesammten Nabelblasenfeldes und der intermediären Zone unter Obliteration der Gefässe und des Sinus terminalis mit Verstreichen des Ringwulstes nimmt jetzt derart zu, dass schon an Eiern von 5 Monaten von dem ganzen Nabelblasenfelde keine Spur mehr übrig ist und an ihrer Stelle nur eine kleine, von einer rundlichen oder strahligen Schwiele umgebene Einziehung (Fig. 178)

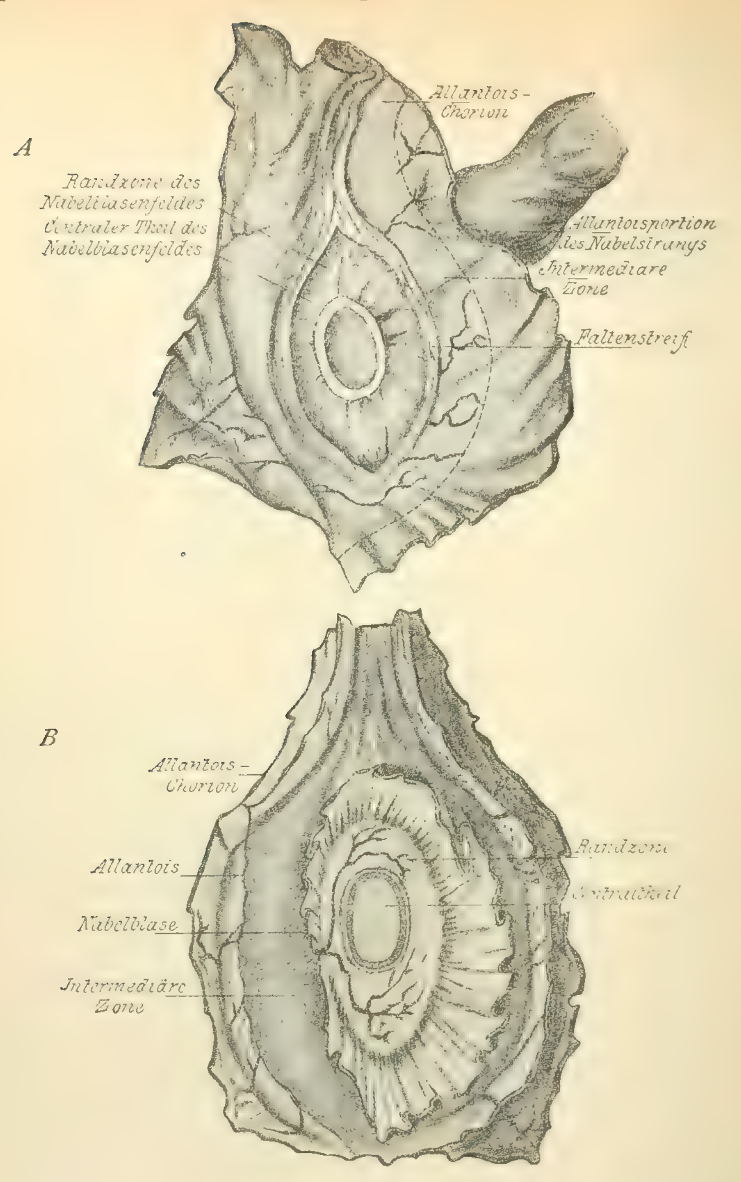


Fig. 176. *A* u. *B*. Gegenpol und Nabelblasenfeld von einem ca. 7 Wochen alten Pferdeei. Etwa um $^1/_4$ vergrössert.

A von aussen. Die von der Allantois umscheidete Portion des Nabelstranges enthält die grosse birnförmige Nabelblase. Die punktirte Linie rechts markirt die Umschlagsstelle der Allantois auf das amniogene Chorion peripher von der intermediären Zone. *B* von der Innenfläche her. Die Allantois schlägt sich peripher von der intermediären Zone auf die Innenfläche des amniogenen Chorions um und bildet mit demselben das Allantoischorion. Die Nabelblase ist quer durchschnitten. Ihr mit dem Chorion verwachsener Grund bildet das Nabelblasenfeld, an welchem man den »centralen Theil« und die Randzone unterscheiden kann. Zwischen der Nabelblase und der Allantois besteht die gefässfreie, nur aus amniogenen Chorion bestehende intermediäre Zone. (Siehe auch Fig. 178.)

sich findet, die ebenfalls noch weiter schrumpft und an älteren Eiern überhaupt nur durch Zug an der Nabelblase von innen her als kleine, weisse, zottenlose, am concaven Eirande gelegene Einziehung deutlich gemacht werden kann. Mit ihr hängt der etwa 2 *mm* dicke und 3 bis 8 *cm* lange, in einen bindegewebigen Strang umgewandelte Grund der Nabelblase dauernd zusammen. Bei der Geburt ist letztere zu einem fast durchweg soliden, spindelförmigen, narbigen weissen Strang umgewandelt.

Auch sonst findet man noch am Chorion von Eiern dieses Alters und älteren manche narbige Stellen, welche, wir mir scheint, auf durch Faltung bedingte Stockungen in den Gefässen des Allantoischorions zurückzuführen sind.

Die Meinung mancher Autoren, dass die Nabelblase des Pferdes das Chorion »durchwachse«, ist somit nach meinen Untersuchungen eine irrige.

Das Allantoischorion wächst nun zu einem grossen, über 1 *m* langen und 40 und mehr Centimetern weiten, zweihörnigen Sacke von rother bis braunrother, wie es scheint, durch starken Hämaglobingehalt des

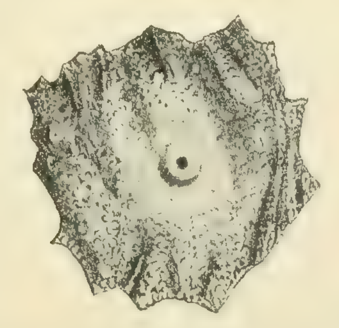


Fig. 177. Flächenansicht des Gegenpols eines ca. 5 Monate alten Pferdeeies von der äusseren Fläche des Chorion her gesehen, um den narbigen Rest des Nabelblasenfeldes zu zeigen. Natürliche Grösse.

Epithels bedingter, Farbe aus, welcher die Uterushöhle bis in die Hornspitzen erfüllt und in ihr nur durch ausgiebige Faltenbildung Platz findet.

Erst von der 9.—10. Woche an wachsen von den Kämmen der kleinen Fältchen zarte gefässhaltige Zotten aus, die rasch an Grösse zunehmen, ramificiren und zu ziemlich compacten, sehr dicht stehenden Zottenbüscheln werden, welche sich dann in die während der Trächtigkeit sich weiter ausbildenden komplicirten Nischen der Uterus-Schleimhaut einsenken. Auf den einzelnen, diese »Krypten« trennenden Faltenkämmen münden die Uterusschläuche, welche wie die Schleimhautoberfläche Uterinmilch abscheiden.

Die Allantoisflüssigkeit enthält fast ausnahmslos eine wechselnde Anzahl platter, rundlicher oder ovaler, bräunlicher oder olivengrüner, wechselnd grosser, in maximo 12—15 *cm* langer Körper, die man mitunter, namentlich die kleineren, noch durch wechselnd dicke Stiele mit der Allantoiswand festhängen findet (Fig. 178). Es sind das die vulgär als Fohlenmilz, Fohlengift, Fohlenbrod etc. bekannten, schon von Aristoteles als Hippomanes bezeichneten und im Alterthum als Aphrodisiacum mit Gold aufgewogenen Gebilde. Sie gehen aus Einstülpungen der Allantois oder

des Allantoischorions in Folge von übermässigem Wachsthum hervor, schnüren sich schliesslich ab und liegen dann frei in der Allantoisflüssigkeit. Diese, übrigens auch bei den übrigen Hufthieren mitunter vorkommenden, Abschnürungen bestehen aus structurloser Grundsubstanz und necrobiotischen Zellenmassen, haben geschichteten Bau und sind mitunter von kugeligen Hohlräumen durchsetzt. Sie enthalten viele Crystalle von phosphorsaurer Ammoniakmagnesia.

Das Amnion des Pferdes ist weit und wird mit sehr stark geschlängelten Gefässen seitens der Allantois umsponnen. Seine Epithelschichte zeigt vielfache rundliche käsefarbige Epithelwucherungen. Die Amniosscheide des Nabelstranges ist relativ lang, ihre Insertion am Nabelring setzt sich scharf gegen die Haut ab

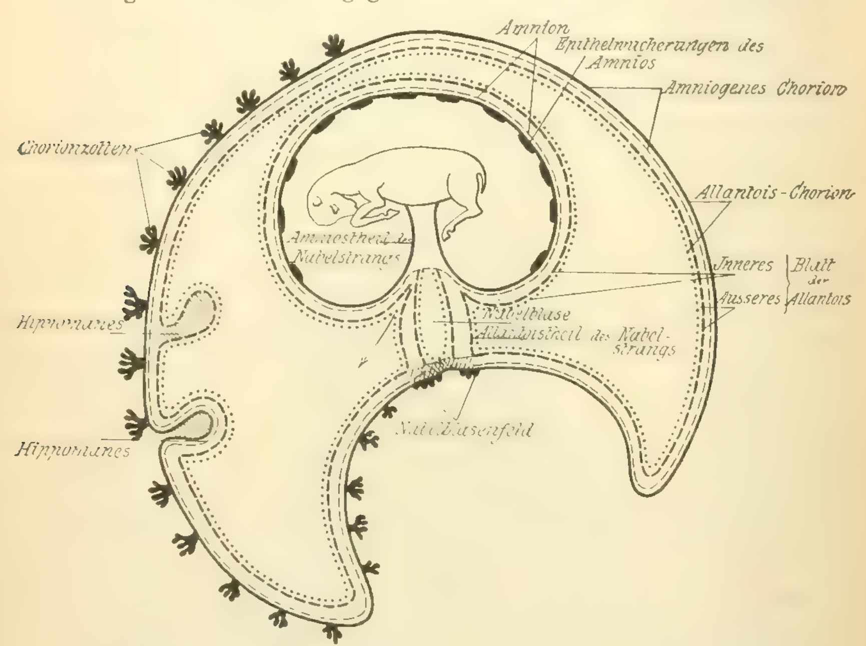


Fig. 178. Schema der Eihäute des Pferdes von einem ca. 5 Monate alten Ei.

Durch den Besitz einer Gallerthülle und deren verhältnissmässig langes Bestehen, durch die lang erhaltene Kugelform, durch die unvollständige Abtrennung der grosssen, dem Dottersack der Meroblastier ähnlichen Nabelblase, durch die späte Entwicklung der Allantois und des Zottenchorions zeigt das Ei des Pferdes sehr primitive, an die niedersten Säugertypen erinnernde Verhältnisse.

Entwickeln sich zwei Eier im Uterus[1]), so stülpt sich, wenn dieselben zu einem

---

1) Die Bezeichnungen »Zwillinge«, »Drillinge« etc. werden meist unrichtig angewandt. Bei multiparen und der Norm nach uniparen Thieren kann man von »Zwillingen« nur dann reden, wenn beide innerhalb eines Chorions gelegene Früchte sich aus einem Ei entwickelt haben, und, wie das ausnahmslos in solchen Fällen giltig ist, auch gleichen Geschlechtes sind. Alle anderen Fälle sind unter den Begriff der Mehrträchtigkeit zu stellen, mögen nun die Eier von beiden Eierstöcken oder nur von einem derselben, aus verschiedenen Follikeln oder, was durchaus nicht selten ist, aus einem Eifollikel stammen.

zweizipfeligen Sacke auszuwachsen beginnen, ein Theil des Chorion des einen in das Chorion des anderen ein Weder der eingestülpte, noch der einstülpende Theil treibt aber Zotten, beide bleiben vielmehr glatt und lange Zeit, vielleicht bis zur Geburt, leicht von einander lösbar. Gefässanastomosen zwischen beiden Chorien bilden sich nicht aus. Jedes Chorion besitzt seinen eigenen Kreislauf.

Das durch die Nabelarterie in das Allantoischorion fliessende Blut muss nicht nur die in den Chorionzotten gelegenen Capillaren, sondern auch ein mit diesen zusammenhängendes, ausserhalb der Zotten gelegenes Capillarnetz durchströmen, von welchem aus es dann in die Wurzeln der Nabelvene gelangt. In der zwischen dem Chorion und der Uterusschleimhaut vorfindlichen dünnen Schichte von Uterinmilch, finde ich zahlreiche Leucocyten.

II. Artiodactylen oder Paarhufer.

1. Wiederkäuer (Rind, Schaf, Ziege).

   Die Zahl der Jungen beträgt beim Rinde und Schafe 1 bis 2, selten mehr, bei der Ziege 2—3, selten mehr.

   Die Tragezeit der Kuh dauert 10 Mondsmonate, die Kuh kälbert in der 41. Woche, Schaf und Ziege tragen 5 Monate, die Ziege meist einige Tage länger.

2. Schwein. Das Schwein trägt 4 Monate und wirft 8 bis 14 Junge, mitunter auch mehr.

Die ersten Entwicklungsstadien des Wiederkäuer- und des Schweineeies zeigen so grosse Uebereinstimmung, dass beide zusammen abgehandelt werden können.

Das abgefurchte Ei des Schafes und Schweines muss etwa am 8. bis 10. Tage nach der Begattung in den Uterus kommen. Ich fand es da beim Schafe und Schweine am 12. bis 13. Tage im Keimblasenstadium und zwar entweder als ein etwa 2 *mm* grosses rundliches nacktes und stark gefaltetes Bläschen oder schon in Schlauchform.

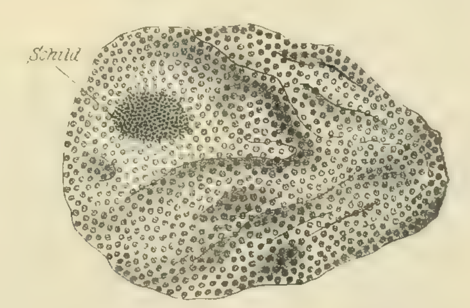


Fig. 179. Keimblase mit Embryonalschild vom Schafe, 13 Tage nach der Begattung. Vergrösserung $^{34}/_{1}$.

In dieser Zeit wächst nämlich dasselbe mit rapider Schnelligkeit von zwei Polen des Aequators aus zu einem langen spindelförmigen, aus Ectoblast und Entoblast be-

Fig. 180. Fig 181.

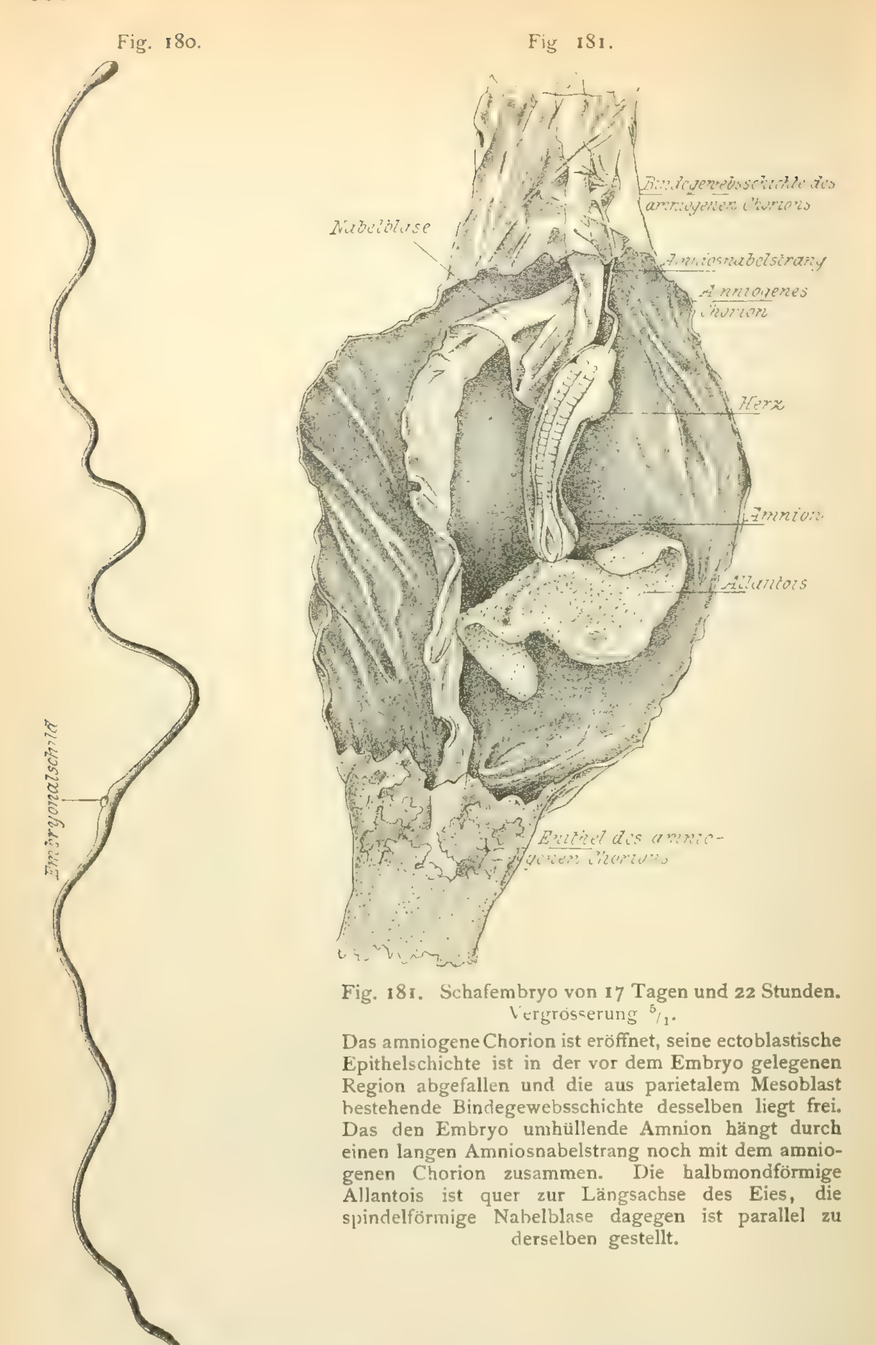


Fig. 181. Schafembryo von 17 Tagen und 22 Stunden. Vergrösserung $^{5}/_{1}$.

Das amniogene Chorion ist eröffnet, seine ectoblastische Epithelschichte ist in der vor dem Embryo gelegenen Region abgefallen und die aus parietalem Mesoblast bestehende Bindegewebsschichte desselben liegt frei. Das den Embryo umhüllende Amnion hängt durch einen langen Amniosnabelstrang noch mit dem amniogenen Chorion zusammen. Die halbmondförmige Allantois ist quer zur Längsachse des Eies, die spindelförmige Nabelblase dagegen ist parallel zu derselben gestellt.

Fig. 180. 12 Tage und $2^{1}/_{4}$ Stunden altes Ei vom Schafe. Natürliche Grösse.

stehenden, 2 bis 5 *mm* weiten Hohlschlauch aus, der beim Schafe 50—60 *cm*, beim Schweinsembryo von 17 Tagen sogar bis zu 1 *m* 40 *cm* und darüber lang ist.

Nach meinen Berechnungen wächst das Schafei mehr als 1 *cm* in der Stunde, das Schweineei noch viel mehr, und man müsste es mit blossem Auge wachsen sehen können. Da diese beträchtliche Länge die Länge der Uterushöhle weit überschreitet, liegen die Eier der Wiederkäuer in vielfachen quergestellten Fältchen, die Schweineeier dagegen fand ich zickzackförmig geknickt und nach Art einer Ziehharmonika trotz ihrer erstaunlichen Länge auf den kleinen Raum von 10 bis 15 *cm* zusammengeschoben.

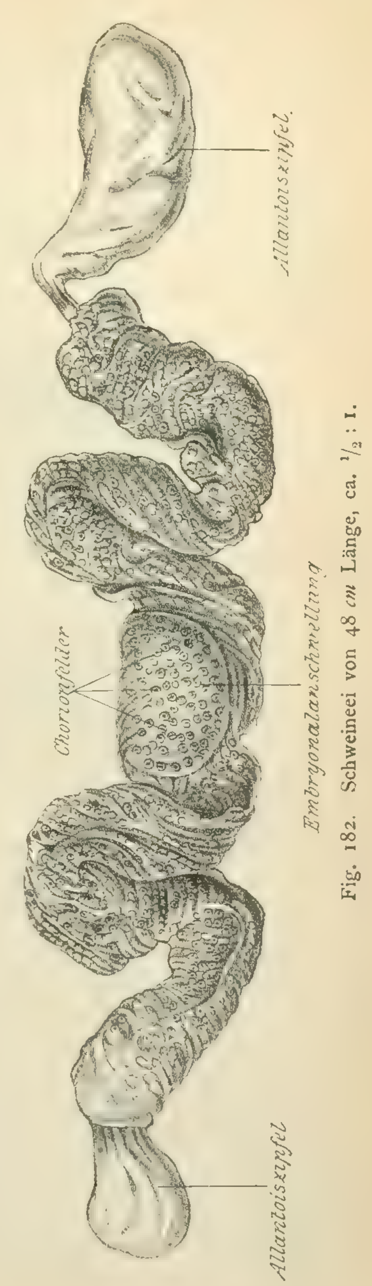


Fig. 182. Schweineei von 48 *cm* Länge, ca. 1/2 : 1.

Später nimmt die Länge mit zunehmender Blähung des Eies wieder beträchtlich ab und erst gegen das Ende der Trächtigkeit wieder etwas zu, bleibt aber beim Schweine bedeutend hinter dem oben angeführten Längenmaasse früher Stadien zurück.

Während des Auswachsens schnürt sich der Embryonalschild ab, das Amnion schliesst sich sehr früh (beim Schafe zwischen 15. und 16. Tage) und nach völliger Abspaltung des amniogenen Chorions durch das Cölom muss ersteres ebenso wie die Nabelblase entsprechend der Schlauchform des Eies einen sehr langen zweizipfeligen Schlauch bilden. Auf der Nabelblase entwickelt sich bald ein Netz von Blutgefässen, ohne dass es jedoch zur Bildung eines Sinus terminalis kommt. Arterien und Venen stehen vielmehr nur durch Capillarnetze in Verbindung.

Die Nabelblase bildet sich nach kurzem Bestehen zurück und bildet einen etwa am 22. Tage noch bis in die Eienden reichenden feinen Faden, der aber lange vor der Geburt meist vollständig rückgebildet wird.

Die Allantois (siehe Fig. 59) ist etwa um den 16. bis 17. Tag als selbstständige wohl abgegliederte mondsichelförmige quer zur Längsachse des Embryo gestellte, sehr bald gefässhaltig werdende Blase deutlich, die rasch mit ihren Enden die Innenfläche des amniogenen Chorions erreicht uud sich dann mit ihrer Längsachse parallel zu demselben stellt.

Sie nimmt die schwindende Nabelblase in einer Längsfurche auf und wächst bis in die Eienden, die sie etwa am 23.—24. Tage (beim Schafe) erreicht, vor.

Die Verwachsung der Allantoisoberfläche mit dem amniogenen Chorion und damit die Bildung des Allantoischorions tritt gewöhnlich am 30. Tag ein (Schaf).

Die Gefässschichte des Allantoischorions wird hierzu durch das

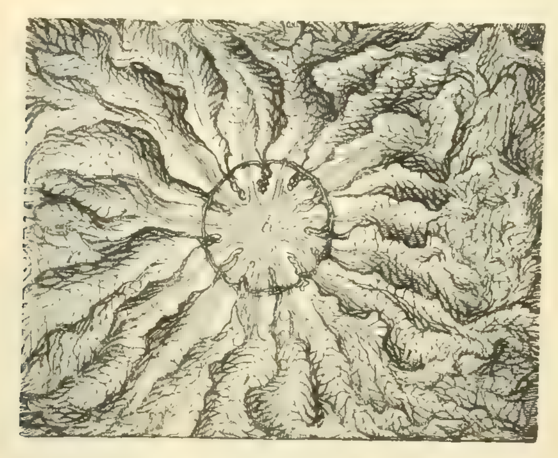


Fig. 183. Eine injicirte Areola des Schweinechorions nach Turner, schwach vergrössert.
Von dem kreisformigen von einem Gefässring umschlossenen Fleck *b* gehen die leistenförmigen Zotten *r* in radiärer Anordnung aus.

massenhaft sich entwickelnde Gallertgewebe der Bindegewebsschichte der Allantois von deren Epithelblatt abgehoben und gelangt schliesslich auch über den Amniosscheitel, umhüllt das Amnios und schliesst sich endlich in Gestalt eines Allantoisnabels (ähnlich wie das Amnion im Amniosnabel) über dessen Convexität, um auch da mit dem amniogenen Chorion zu verwachsen. Von diesem Zeitpunkte ab müssen wir beide Eitypen gesondert betrachten.

Das rasche Längenwachsthum des Schweine-Eies verringert sich schon etwa vom 20. Tage ab. Mit zunehmender Weite der Eier werden dieselben zunächst nicht nur relativ, sondern auch absolut kürzer. Nach vollendeter Bildung des Allantoischorions soll die Allantois die Eienden durchwachsen und dann die nackt zu Tage tretenden sogenannten Allantoiszipfel (siehe Fig. 182) bilden, an deren durch eine ringförmige

Narbe eingeschnürter Basis die Gefässe des Allantoischorions schlingenförmig umbiegen, während die Gefässe der Allantoiszipfel veröden. Das Allantoischorion faltet sich und seine Zottenbildung bleibt auf sehr primitiver Stufe stehen, insofern sich auf dem den grössten Theil des Eies bildenden Allantoischorion gefässreiche, meist transversal auf die Längsachse des Eies verlaufende Wülste ausbilden, auf denen sich dann kurze, einfache oder getheilte, ebenfalls gefässhaltige Zotten entwickeln. Die Allantoiszipfel bleiben zottenlos (Fig. 182).

So kommt es auf dem Allantoischorion zur Bildung von gefässreichen Zottenwülsten, die durch weniger gefässreiche Furchen von einander getrennt, sich in die von reichlichen Gefässen umsponnenen Nischen der Uterusschleimhaut einsenken (Fig. 183). Schon am frischen, noch mehr am injicirten Chorion fallen nach dem 1. Monat zahlreiche hellere, knotig verdickte, unter einer kleinen Einsenkung gelegene gefässlose runde Stelleu von ca. 2—4 *mm* Grösse auf: die Areolae oder Chorionfelder (Fig. 182 u. 183). Sie bestehen aus einer Anhäufung von leucocytenhaltigem Gallertgewebe und sind später von radiär um sie angeordneten Zottenwülsten umgeben, deren Zotten die Areolae schief überdecken. Die Gefässe dieser Zotten anastomosiren am Rande der Areola durch einen zierlichen Ring, aus dem ich die abführenden Venen sich in die erwähnte, die Areola markirende Verdickung einsenken und in der tieferen Schichte des Chorions zu gröberen Stämmchen sich vereinigen sehe.

Nach den Eizipfeln zu, nimmt wohl die Zahl und Höhe der Chorionwülste nicht aber die Zahl der Areolae ab. Die 7—12 *cm* langen Allantoiszipfel bilden mit Flüssigkeit erfüllte Anhängsel des Eies.

Den Areolae entsprechend, finden sich auch in der Uterinschleimhaut, deren gefässreiche Falten zwischen die Chorionwülste eingreifen, gefässarme, glatte, grubenförmige Vertiefungen, auf welchen je eine oder zwei vergrösserte und geschlangelte Uterusschläuche ausmünden. Die zwischen diesen Vertiefungen und dem Chorion gelegene Spalte ist mit eiweisshaltiger Flüssigkeit (Uterinmilch erfüllt). (Fig. 184.)

Mit zunehmendem Wachsthum der Eier in die Weite müssen sich natürlich ihre ursprünglichen Zickzackbildungen ausgleichen. Die Eienden treffen aufeinander und stülpen sich gegenseitig ein. In der Folge kommt es dann nicht nur zu Verwachsungen benachbarter, in einem Horne gelegener Eier untereinander, sondern es können, wie ich das freilich ausnahmsweise, aber in mehreren Fällen sah, sogar alle im ganzen Uterus vorhandenen Eier miteinander verwachsen sein und dann scheinbar in einem einzigen Chorion liegen, ohne dass es jedoch zu Gefässverbindungen zwischen den einzelnen Chorien kommt.

Der zwischen den Zipfeln zweier benachbarter Eier im Uterus befindliche schmutziggrüne Brei besteht aus zerfallenen Zellen, Resten von Blutextravasaten und geronnenem Eiweiss.

Abortive Eier sind beim Schweine durchaus nicht selten. Sie liegen meistens in den Hornspitzen, in welchen man auch häufig missbildete Embryonen finden kann.

In der Allantoishohle fand ich mehrfach kleine bis etwa erbsengrosse, glatte, braune oder grünliche Korperchen, welche an das Hippomanes des Pferdes erinnern. Doch bleibt es dahingestellt, ob selbe, wie dort, durch Abschnürung entstanden oder als Sedimente oder Coagula aufzufassen sind.

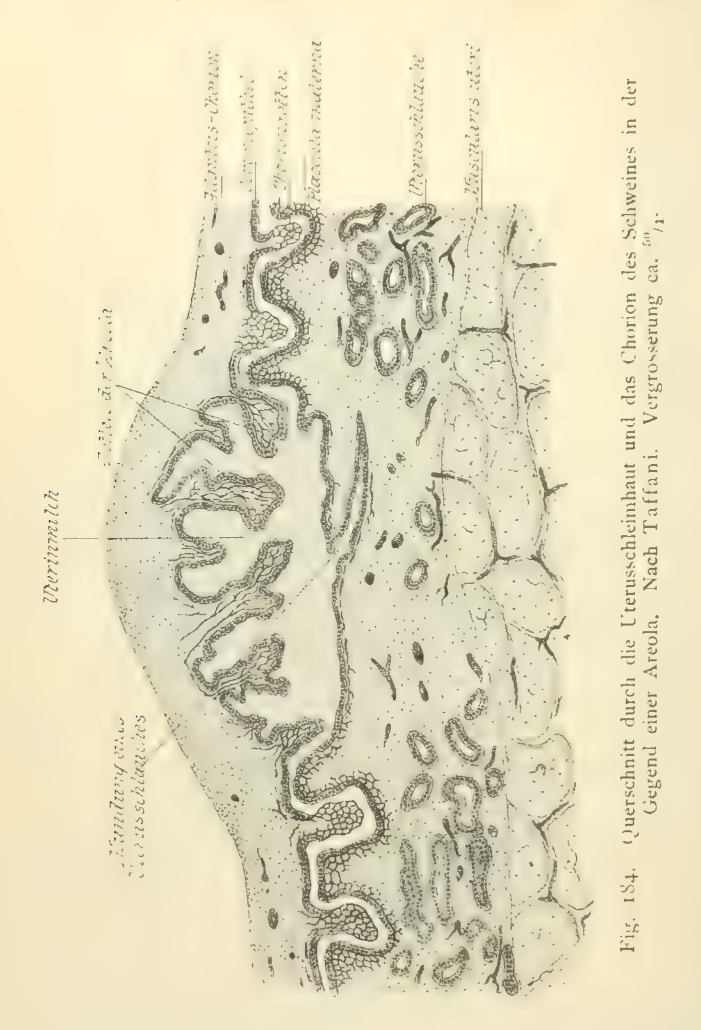


Fig. 184. Querschnitt durch die Uterusschleimhaut und das Chorion des Schweines in der Gegend einer Areola. Nach Taffani. Vergrosserung ca. $^{50}/_{1}$.

Die Areolae und Uteringruben sollen vorzugsweise nutritive, das übrige die Zottenwülste tragende Chorion dagegen respiratorische Leistung haben.

Die Capillaren des Chorions sind anfänglich von hohen, später aber von sehr flachen Zellen überzogen, welche die durch ganz oberflächlich gelegenen Capillarnetze derartig gefurcht erscheinen, dass die Capillaren

nur noch von einer flachen, an das Epithel der Lungenalveolen erinnernden Zellplatte bedeckt wird, während die von einem Protoplasmarest umgebenen Kerne in den Maschennetzen der Capillaren gelegen sind. In der Uterusschleimhaut streben die der A. uterina entstammenden Vasa afferentia direct zum Gipfel der Schleimhautfalten; das Capillarnetz selbst breitet sich längs der die Wände der Furchen bildenden Wülste aus. Am Grunde der Furchen gehen die Capillaren in die Vasa afferentia über. Der Blutstrom fliesst in den Uterinwülsten wie in den Chorionzotten vom Gipfel zur Basis, so dass die arteriellen Anfänge des fötalen Capillarnetzes mit den venösen Enden des mütterlichen Capillarnetzes in Contact stehen müssen. Diese den Blutstrom von Mutter und Frucht betreffenden Verhältnisse finden sich auch in den complicirteren Formen der Placenta und sind von allgemeiner Gültigkeit.

Im fötalen Epithel findet man constant Glycogen (und zwar bei jüngeren Föten reichlicher als bei alten) in den Eienden und dann in den Zellen an der Zottenbasis in der Umgebung der Chorionfelder und in den Wanderzellen des Chorions.

An der Bildung der Uterinmilch des Schweines sind Wanderzellen nur in geringem Grade betheiligt. Die in den Uteringruben befindliche eiweisshaltige Flüssigkeit wird durch Degeneration des hier gelegenen Epithels und theilweise auch des Epithels der Uterusschläuche geliefert. Unter Auflösung des Kernchromatins bilden deren Kerne zusammen mit spärlichen fetthaltigen Leucocyten die geformten Bestandtheile der Uterinmilch. Die so entstandenen Epitheldefecte werden durch Theilung der Nachbarzellen gedeckt.

Bei den Wiederkäuern entstehen um die Zeit des Amnionverschlusses, und zwar zuerst in der Umgebung des Amniosnabels (siehe Fig. 29), auf dem amniogenen Chorion kleine kegelförmige solide Epithelwucherungen, durch deren Auftreten das Ei seine glatte Oberfläche verliert und sich fester mit dem Uterus verbindet. An dessen Schleimhaut sind inzwischen die, auch im nicht trächtigen Uterus schon bemerkbaren, Carunkeln allmählich zu napfförmigen Organen herangewachsen, die von vielen blindsackförmigen Vertiefungen durchsetzt sind, in welche die aus besonders gefässhaltigen Faltengruppen hervorgegangenen Cotyledonen einwachsen. Die zwischen den Carunkeln gelegene Uterusschleimhaut ist glatt und mit schlankem Cylinderepithel bedeckt.

In späteren Stadien der Trächtigkeit werden die Carunkeln beim Rinde zu etwa 5 *cm* dicken und 10 *cm* langen rundlichen oder ovalen gestielten Gebärmutterknöpfen, in welche durch den Stiel zahlreiche Blutgefässe eintreten. Beim Schafe und der Ziege sind die Stiele undeutlich oder fehlen, und die Carunkeln ragen weniger als isolirte Schleimhautbildungen über die Oberflache vor, sondern werden von der gewulsteten Schleimhaut napfartig umfasst und heissen deshalb Gebarmutternäpfe. Nur an den den Uteruscarunkeln anliegenden

Stellen des Allantoischorions bilden sich Cotyledonen, die somit in gleicher Zahl wie die Carunkeln, also zwischen 80—120, vorhanden sein müssen. Die Eienden tragen keine Cotyledonen. Die Verbindung der Cotyledonen mit den Carunkeln ist bei der Kuh noch eine ziemlich

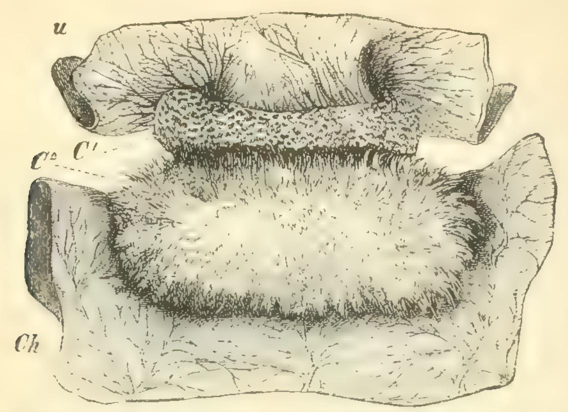


Fig. 185. Kotyledon einer Kuh, fötale und mütterliche Theile halb von einander gelöst. Nach Colin.

u Uterus, *Ch* Chorion, C^1 mütterlicher, C^2 fötaler Theil des Kotyledons.

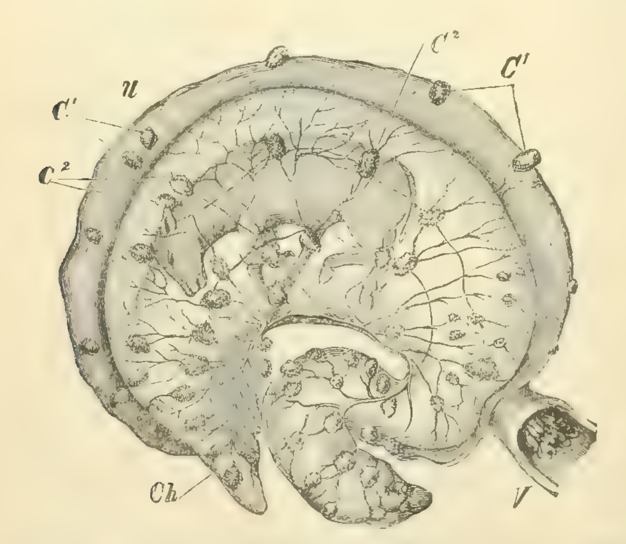


Fig. 186. Uterus einer Kuh, in der Mitte der Trächtigkeitsperiode geöffnet. Nach Colin. Stark verkleinert.

V Vagina, *U* Uterus, *Ch* Allantoischorion, C^1 Kotyledonen des Uterus, C^2 fötale Kotyledonen.

lockere; inniger ist sie schon beim Schafe, bei dem die Trennung beider weniger leicht gelingt als bei der Kuh. Beim Schafe sollen auch während der Geburt Epithelien der Uteruscarunkeln mit dem

Chorion abgestossen werden, ein Umstand, der gleichzeitig mit dem einige Stunden nach der Geburt bemerkbaren blutigen Ausfluss aus den Geschlechtstheilen des Mutterschafes dafur spricht, dass man es hier mit einer Uebergangsform zu den Deciduaten zu thun hat.

Man sieht bei solchen Lösungsversuchen die Cotyledonen sich aus den Carunkeln herausziehen, wie die Finger aus einem Handschuh. Am Rande der Cotyledonen ist ein Theil der Zotten nicht in die gefässhaltigen Crypten der Carunkeln, sondern in ein grünbraunes, schmutzig pigmentirtes Gewebe ohne mütterliche Blutgefässe eingesenkt. Zwischen den Cotyledonen findet man, namentlich bei der Kuh, noch vereinzelte Zottengruppen, welche an die ursprüngliche allgemeine Vertheilung der Zotten auf dem Chorion erinnern.

So kommt es demnach zur Ausbildung einer für die Wiederkäuer characteristischen, multiplen Placenta.

Die Uterinschläuche münden zwischen den Carunkeln, in sie wachsen Chorionzotten ebensowenig ein, wie beim Pferd und Schwein.

Das Gefässchorion bildet nun einen seiner Länge und Weite nach wechselnd geräumigen zweihörnigen Sack, dessen Enden man in wechselnder Ausdehnung als käsig aussehende Anhängsel abgestorben findet. An der Grenze dieser abgestorbenen Zipfel biegen die Choriongefässe schlingenförmig um. Das Absterben betrifft entweder nur das amniogene Chorion und tritt dann schon ein, noch ehe die Allantoiszipfel die Eienden völlig aus-

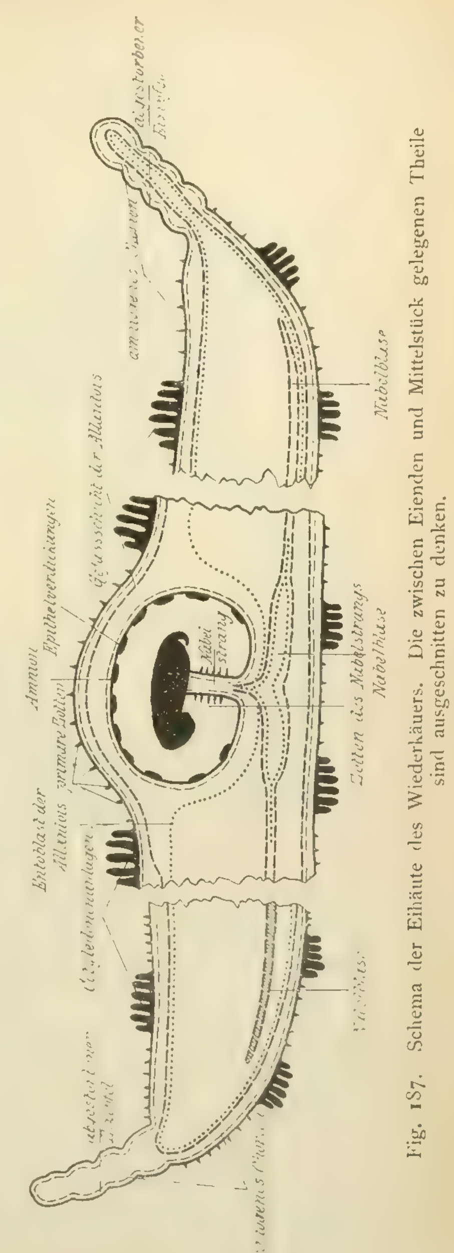
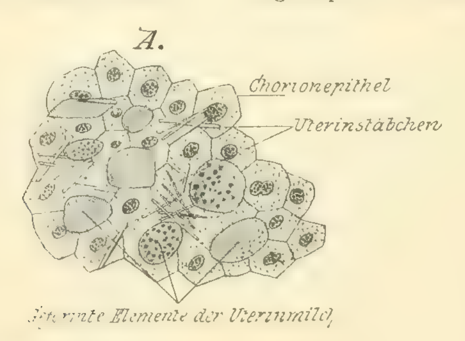


Fig. 187. Schema der Eihäute des Wiederkäuers. Die zwischen Eienden und Mittelstück gelegenen Theile sind ausgeschnitten zu denken.

füllen, oder der Process betrifft sowohl die Enden des amniogenen Chorion als auch die Allantoisenden.

Ein von früheren Autoren angenommenes Durchwachsen der Allantois durch die Eizipfel findet, wie ich nachwies, niemals statt.

Bei Anwesenheit mehrerer Eier stülpen sich zuerst die amniogenen Chorien und bei entsprechender Länge derselben auch die Allantoiden an den Eienden gegenseitig ein, bleiben aber noch einige Zeit leicht von einander trennbar. Erst nach völliger Ausbildung der Allantoischorien kommt es zu einer Verwachsung der Eier, jedoch ohne Gefässanastomosen. Die eingestülpten Choriontheile bleiben glatt.



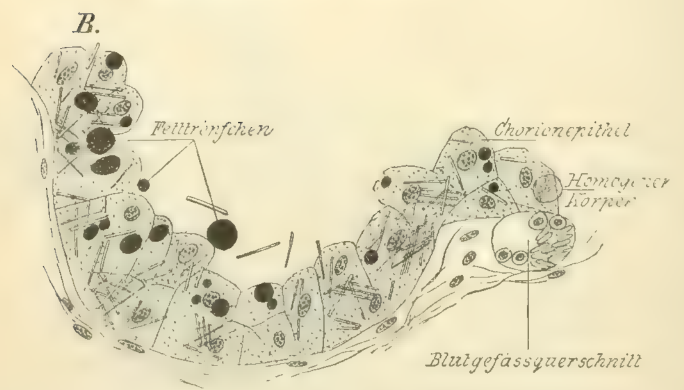


Fig. 187. *A* u. *B*. Geformte Elemente der Uterinmilch beim Schafe.

A Flächenbild des Chorionepithels von einem 18,9 *cm* langen Embryo. Auf dem Epithel und in demselben findet man ausser den Uterinstäbchen eigenthümliche, theils homogene, theils mit Fetttröpfchen und Chromatintröpfchen erfüllte Körper. Vergrosserung $^{300}/_{1}$.

B Senkrechter Schnitt durch das Chorionepithel im Bereiche einer Kotyledonenanlage von einem 30 Tage alten Ei des Schafes. Vergrösserung $^{300}/_{1}$.

Die in reger Vermehrung befindlichen Chorionepithelien sind mit Fetttropfen, Uterinstäbchen und homogenen Körpern erfüllt. Chromosmiumsäurepräparat.

Bei mehrfacher Trächtigkeit kann es zum Absterben einzelner Früchte und ihrer Eihüllen kommen, und man findet dann beide als Anhängsel der normal entwickelten Eier.

Die Blutgefässvertheilung in den Cotyledonen der Wiederkäuer ist im Wesentlichen dieselbe, wie beim Schwein, nur viel complicirter,

etwa wie beim Pferde. Auch beim Schafe findet man im Oberflächenepithel des Chorions Gefässfurchen.

Die Uterinmilch besteht in den ersten Entwicklungsstadien aus einer serösen Flüssigkeit mit massenhaften, fettig degenerirenden Leucocyten. Dieselben sind allenthalben auf der Passage durch das Uterinepithel zu finden, erfüllen die Mündungsstücke der erweiterten Uterinschläuche und infiltriren die ganze Uterinschleimhaut. Ausserdem wird, wie es scheint, auch im Uterusepithel, das sich erhält und nicht, wie man fälschlich annahm, fettig degenerirt, Fett in kleinen Tröpfchen ausgefällt, und findet man sowohl in der Uterinmilch, wie in dem Chorionepithel massenhafte stäbchenförmige Eiweisscrystalloide. Auch vereinzelte, ähnlich wie beim Schweine in Auflösung begriffene Uterusepithelien fehlen nicht, treten aber an Zahl weit gegen die Verhältnisse beim Schweine zurück. Später, etwa vom 2. Monat ab, werden die Leucocyten in der Uterinmilch sparlicher und die Auflösungen einzelner Zellen des Uterusepithels reichlicher. Man findet nun auch grössere, aus Zellverschmelzung hervorgegangene, Chromatintröpfchen enthaltende homogene Eiweissklumpen. Fett, Chromatin und sonstige Bestandtheile der Uterinmilch werden von den Chorionepithelien als Nahrung aufgenommen und sind zum Theil in denselben sehr leicht nachweisbar. Glycogen soll im Chorion der Wiederkäuer fehlen.

B. Deciduaten.

I. Fleischfresser.

1. Katze: Tragezeit ca. 56 Tage; Zahl der Jungen: 1—8.

2. Hund: Tragezeit 58—62 Tage; Zahl der Jungen: 1—8, selten mehr.

Die Eier der Katze und des Hundes brauchen 8—10 Tage nach ihrem Austritt aus den Eierstocksfollikeln zur Passage durch den Ei-

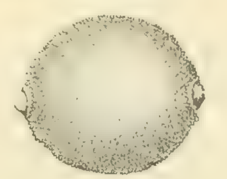


Fig. 188. ca. 3 Wochen altes Katzenei in natürlicher Grösse.

leiter und kommen völlig abgefurcht im Uterus an, wo man sie als freie runde oder ovale Bläschen findet. Bald aber werden sie durch Auswachsen zweier im Bereiche des Eiäquators gelegener Stellen[1]) citronenförmig, und während sich das Amnion relativ spät in Gestalt

1) Gewöhnlich bezeichnen die Autoren fälschlich den später von den Chorionzotten überzogenen Theil des Eies als »Aequator« und die verjungten glatten Eienden als »Pole«. Im Gegensatze dazu verstehen wir unter Aequator stets den zwischen animalem und vegetativem Pol des Eies gelegenen Theil.

einer linearen Naht schliesst und das Cölom die grosse, eines Sinus terminalis entbehrende Nabelblase vom amniogenen Chorion abspaltet, treibt letzteres in einer gürtelförmigen Zone, welche nur die beiden verjüngten Enden der Citrone glatt lässt, massenhafte Zotten. Dadurch ist die Gürtelform der Placenta fötalis schon sehr früh, etwa Ende der dritten Woche, ausgebildet.

Unter beträchtlicher Grössenzunahme wachsen die Zotten in eine vom Uterusepithel gebildete kernreiche, aber der einzelnen Zellgrenzen entbehrende Plasmamasse, ein sogenanntes Syncytium ein, welches als die erste Spur der Placenta uterina auftritt, und werden von demselben überkleidet. Dies Syncytium hängt mit dem Epithel der Uterusschläuche zusammen und überzieht die Chorionzotten. Letztere bilden seitliche Ausbuchtungen und Sprossen, in welche sich die Zotten ein-

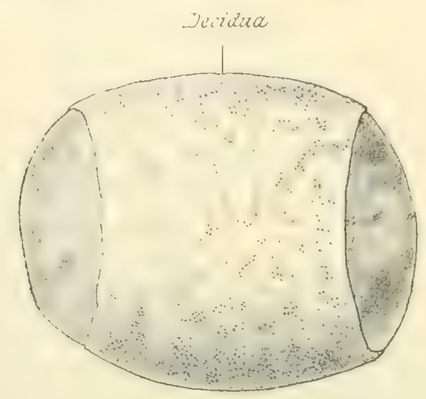


Fig. 190. Aelteres Katzenei in natürlicher Grösse. Ein Theil der Decidua ist beim Auslosen des Eies auf der gürtelformigen Placenta sitzen geblieben.

senken, und erhalten dadurch eine vielfach gelappte Form. Die von grosskernigen Bindegewebswucherungen umgebenen erweiterten mütterlichen Gefässe sind von den fötalen Blutbahnen durch das Syncytium und das Epithel des amniogenen respective des Gefässchorions getrennt. Durch diese Epithel-, Bindegewebs- und Gefässwucherung unterliegt die Uterusschleimhaut im Gebiete der gürtelförmigen Placenta fötalis einer Umbildung in die Placenta materna, und die Chorionzotten des Eies verbinden sich in der innigsten Weise mit der Uterusschleimhaut. Die von der Allantois vascularisirten blattförmigen Chorionzotten wachsen später bei der Katze bis auf den Grund der gewucherten Uterusschläuche hinein. Bald, nachdem sich das amniogene Chorion an die Uterusschleimhaut angelegt hat, werden die Fruchtkammern äusserlich als Auftreibungen sichtbar. Ihre das Ei bergenden Höhlungen communiciren zunächst noch mit den Lichtungen der tauben Uterustheile zwischen je zwei Kammern. In der Kammer verlieren die Eier

der Katze im Gegensatze zu denen des Hundes rasch ihre Citronenform, indem ihre beiden etwas ausgezogenen glatten Enden ihr Längenwachsthum einstellen und sich unter Zunahme des zwischen ihnen liegenden gürtelförmigen Zottenbezirkes abflachen und so zu convexen Deckeln des jetzt tonnenförmigen Eies umwandeln.

Der Placentarrand der Raubthiereier zeigt eigenthümliche Färbungen in Folge von an dieser Stelle stattfindenden Blutergüssen, die bei der Katze namentlich um die Mitte der Trächtigkeit in ziemlicher Zahl wechselnd grosser, zum Theil vereinzelter Klumpen sich finden, die tief in die gut erhaltenen und verlängerten Schläuche hineinreichen können. Das Blut liegt dem Epithel der Schläuche unmittelbar an und wird vom Syncytium der Placenta uterina und den Chorionzotten aufgenommen.

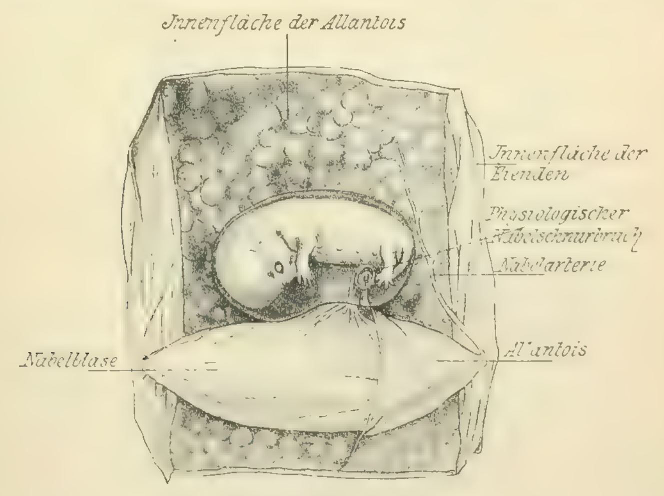


Fig. 191. Das in Fig. 189 abgebildete Ei der Katze der Länge nach eröffnet. Natürliche Grösse.

Die Nabelblase wird durch das bis in die Eienden fortschreitende Cölom nur unvollständig vom amniogenen Chorion abgespalten, und beide bleiben eine Zeit lang miteinander in Gestalt eines vascularisirten als Dottersackplacenta functionirenden »Nabelblasenfeldes« oder Omphalochorions in Zusammenhang. Da das Ei citronen- oder tonnenförmig ist, muss auch die grosse Nabelblase diese Form wiederholen (Fig. 191). Die Allantois legt sich ins Cölom einsprossend dem amniogenen Chorion zuerst in einem scheibenförmigen Bezirk an und vascularisirt dessen Zotten (Fig. 29). Erst allmählich wächst sie ähnlich wie beim Pferde zuerst pilzhutartig, dann in einem gürtelförmigen Gebiete von rechts her über den vom Amnion umschlossenen, auf der grossen Nabelblase liegenden, sehr stark schraubenförmig gewundenen und mit seinem Kopfende in die äussere Nabelblasenfläche sich einstülpenden Embryo herüber und vascularisirt

das ganze zottentragende, gürtelförmige Gebiet des amniogenen Chorions. Die Ränder des Nabelblasenfeldes werden am spätesten von der vorwachsenden Allantois erreicht, und die Allantoisränder schliessen sich dann unter der Nabelblase. Damit wird also nicht nur der vom Amnion umschlossene Embryo, sondern auch die Nabelblase, ähnlich wie beim Pferde, schliesslich von der Allantois umscheidet werden müssen. Da jedoch die Nabelblase der Fleischfresser als grosser parallel der Längsachse des Eies liegender spindelförmiger Sack persistirt, kann man bei ihnen nicht von einem, von den Allantois umscheideten, die geschrumpfte Nabelblase enthaltenden Theil des Nabelstrangs reden, wie das (siehe Fig. 178) beim Pferde üblich ist.

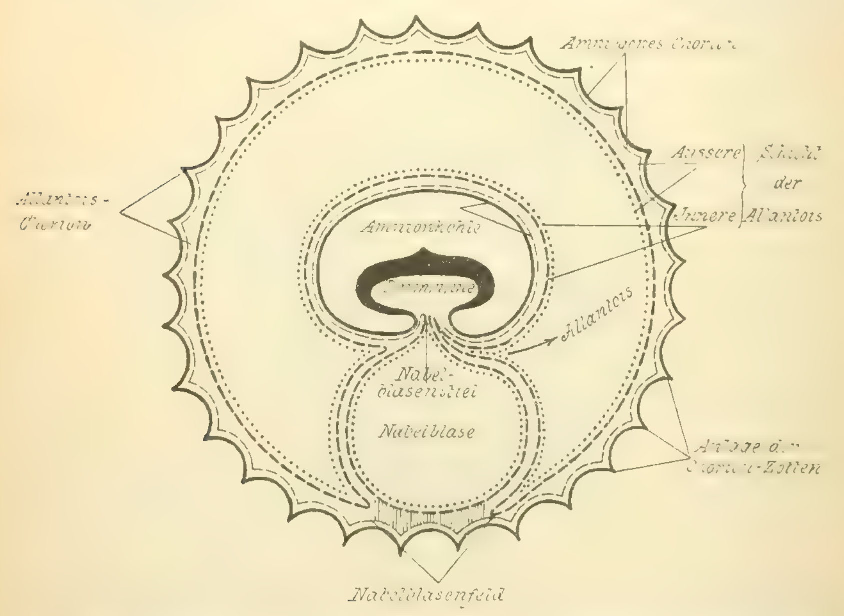


Fig. 192. Schema der Eihäute des Hundes auf dem senkrechten Querschnitt durch die lange Eiachse. Mit einigen Abänderungen. Nach v. Bischoff. Die Decidualhülle ist nicht abgebildet.

Die grosse und blutgefässreiche Nabelblase besteht beim Fleischfresser bis zur Geburt als rother, später aber nicht mehr in die Eienden reichender Sack, dessen Stiel kurz vor der Geburt, wenigstens in seinem distalen Theile, noch grösstentheils durchgängig ist (Fig. 192).

Die nur in glatte rosettenförmige Fältchen gelegten Eienden finde ich gegen Mitte der Trächtigkeit nachträglich ebenfalls seitens der Allantois, aber nur spärlich vascularisirt. Auch sie werden schliesslich von einem im Gegensatze zur Placenta uterina nur dünnen und durch den Mangel von Uterusschläuchen ausgezeichneten Decidualüberzug, der schliesslich die Eikammern gegen die tauben Uterustheile abschliesst,

umhüllt. Man hat diese Decidualüberzüge als Pseudoplacenta oder, da sie sich über die Eienden herumschlägt, als Decidua reflexa bezeichnet.

Die Placentarzone nimmt gegen Ende der Trächtigkeit, während sich die das Kopf- und Schwanzende der heranwachsenden Frucht enthaltenden Eienden wesentlich vergrössern, relativ bedeutend ab und beträgt bei der Geburt nur noch etwa $^1/_3$ der ganzen Eilänge.

Von den im Uterus der brünstigen Hündin vorhandenen zwei Schlauchformen, den eigentlichen Uterusschläuchen und den viel kleineren blindsackförmigen »Crypten«, werden vor und während der Anlagerung des Eies an die Uterusschleimhaut die, meist etwas erweiterten, Crypten an ihrer Mündung verschlossen und in kleine Epithelblasen umgewandelt. Auch die langen Uterinschläuche erweitern sich in ihren Mundungs- und Mittelstücken und winden sich mit ihren blinden Enden stärker, doch bleibt die Mündung des grössten Theils derselben offen. Im Bereiche der verschlossenen Crypten lagert

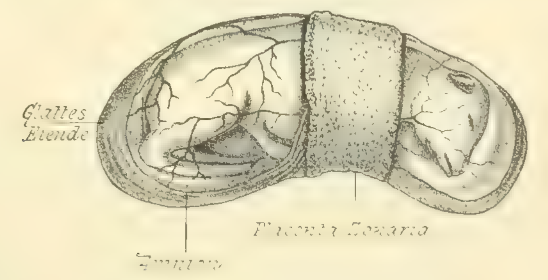


Fig. 193. Hundeei gegen Ende der Trächtigkeit ca. $^1/_3$: 1.
Die Placenta zonaria besteht aus der abgelosten und dem Chorion aufsitzenden Decidua und den Zotten des Allantoischorions.

sich der Ectoblast des Eies flächenhaft dem Uterusepithel an, und die alsbald entstehenden Ectoblastzotten des amniogenen Chorions formen sich zum Theil neue Wege in das Syncytium, zum Theil senken sie sich stempelartig in die vorgebildeten und offen gebliebenen Schlauchmündungen ein.

Am Rande der Placentaranlage bleiben jedoch einzelne kleine Lücken, in die, ebenso wie in die theils geschlossenen, theils offenen Uterusschläuche und in den Ectoblast des amniogenen Chorions am 22.—23. Tage der Trächtigkeit eine Blutung aus der mütterlichen Schleimhaut wie bei der Katze erfolgt. Ein Theil der Blutzellen wird alsbald von den Ectoblastzellen des amniogenen Chorions, welche dem Blutergusse aufliegen, aufgenommen. Zugleich beginnt die Bildung eines grünen körnigen Farbstoffs in dem ergossenen Blute, an dessen Stelle man bei der Katze in mittlerer Tragezeit einen braunen Farbstoff findet, und es kommt zur Bildung eines am Placentarrande gelegenen grünen, resp. braunen Saumes (Fig. 194).

Durch immer neue Blutungen verbreitert sich derselbe in seinem Verhältnisse zur Placenta. Neben dem grünen Farbstoff findet man während der zweiten Hälfte der Trächtigkeit ungeheuere Massen von Hämaglobincrystallen in dem Saume vor.

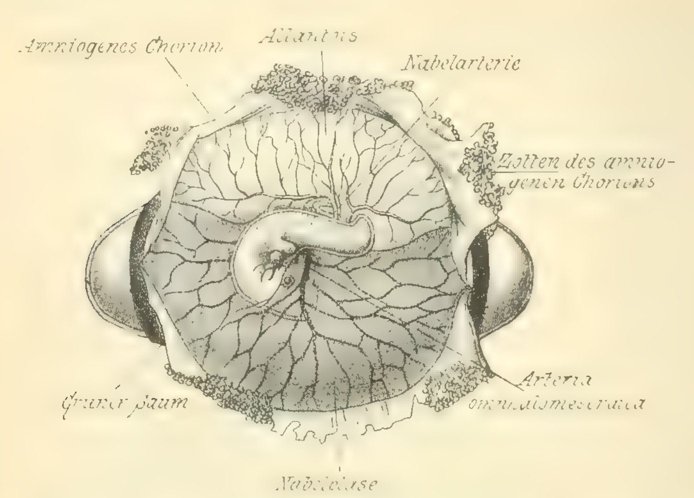


Fig. 194. Hundeei von 25 Tagen nach der letzten Begattung. Nach v. Bischoff. Vergrösserung $^2/_1$.

Das amniogene Chorion ist geöffnet, der stark spiralig gekrümmte Embryo ist mit seinem Kopfe noch in die auf seiner linken Seite liegende Nabelblase eingestülpt. Der grüne Saum ist sehr deutlich.

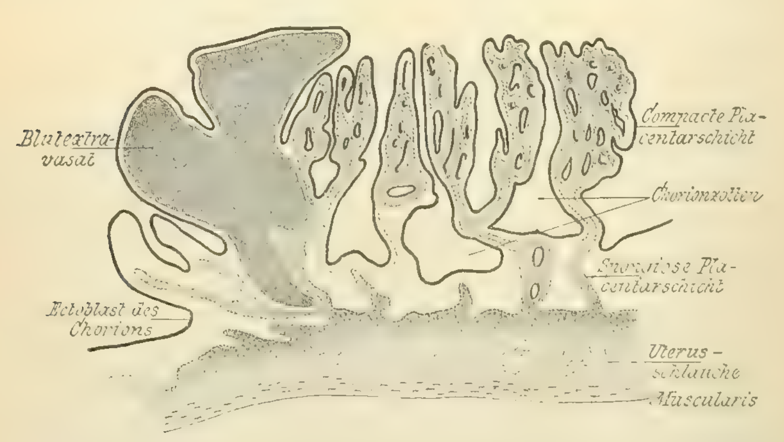


Fig. 195. Querschnitt durch das zwischen Uterus und Chorion gelegene Blutextravasat, welches in den grünen Saum umgewandelt wird. Hundeei von 7—8 Wochen; halbschematisch bei Lupenvergrösserung. Nach Strahl.

Die Chorionzotten sind nicht weiter ausgeführt, sondern nur umrissen.

Die ganze Masse (Blut, grüner Farbstoff, Hämaglobincrystalle) liegt stets zwischen Ectoblast und Uterusschleimhaut und reicht theilweise in

die Uterusschläuche hinein. Die später vascularisirten Chorionzotten sind bis in die späteste Zeit der Trächtigkeit mit dem grünen Farbstoff vollgepfropft. Die jüngeren Extravasate bestehen aus geronnenem Blute, in dem noch verhältnissmässig wohlerhaltene Blutzellen liegen können. Bei der Katze wird in der zweiten Hälfte der Trächtigkeit die ursprünglich am Placentarrande gelegene extravasirte Blutmasse als dünne Lage unregelmässig in dem ganzen Raume, der zwischen Kuppe und der sie bedeckenden Decidua reflexa gelegen ist, vertheilt.

Bei den Raubthieren wird also direct mütterliches Blut als Nahrung für das Ei verwendet, und ist vor allem der Randsaum der gürtelförmigen Placenta mit der Nahrungsaufnahme betraut.

Im Chorionepithel findet man auch Fetttröpfchen und Chromatinkugeln, die der, ähnlich wie bei den Hufthieren durch Auflösung von Chromatin und Epithelzellen des Uterus und seiner Schläuche bereiteten, Uterinmilch entstammen.

II. Nagethiere.

1. Kaninchen. Tragezeit: 4 Wochen; Zahl der Jungen: 4—8 und mehr.

Als Beispiel eines Eies mit scheibenförmiger Placenta mag eine summarische Beschreibung der noch nach vielen Seiten hin strittigen Art der Placentabildung des Kaninchens dienen.

Die Eier passiren in 3—4 Tagen den Eileiter und gelangen noch von der Eikapsel und einer auf deren Aussenfläche seitens der Eileiterschleimhaut abgelagerten Gallertschichte umhüllt in Form kugelrunder Keimblasen in den doppelten Uterus.

Die Bildung des primären Ectoblasts und sein Verhalten zum Furchungszellenrest (Fig. 196), aus welchem dann der definitive Exto- und Entoblast hervorgeht, ist auf S. 316 u. ff. geschildert worden.

Durch das Keimblasencölom wird eine grosse kugelförmige, gefässhaltige, mit deutlichem Sinus terminalis versehene Nabelblase in unvollständiger Weise nur bis zu ihrem Aequator abgespalten, deren untere Hemisphäre, ohne Mesoblast und Gefässe zu enthalten, ein aus Ectoblast und Entoblast bestehendes Nabelblasenfeld (den Rest der Keimblase) bildet, das, ohne narbig zu schrumpfen, später der Auflösung unterliegt. Das amniogene Chorion reicht nur bis zum Aequator (Fig. 197). In die Wand der oberen Nabelblasenhemisphäre stülpt sich das vom Amnion umschlossene Kopfende des Embryo, ähnlich wie bei den Fleischfressern und allen Thieren mit grosser kugelförmiger Nabelblase tief ein. Das Amnion schliesst sich relativ spät in linearer Nath. Die Eikapsel, welche vorübergehend structurlose Zöttchen besitzen soll, löst sich mit ihrem Gallertüberzuge sehr bald auf. Die Allantois bleibt relativ klein und legt sich nur an einer kreisförmigen Stelle dem zottentragenden amniogenen Chorion an, welches sie vascularisirt und damit die scheibenförmige Placenta fötalis bildet. Zwischen Placenta

fötalis und Sinus terminalis besteht demnach wie beim Pferde, aber in grösserer Ausdehnung und bleibend, eine Randzone um das Nabelblasenfeld (Fig. 197). Zwischen Nabelblase, Amnion und Allantois

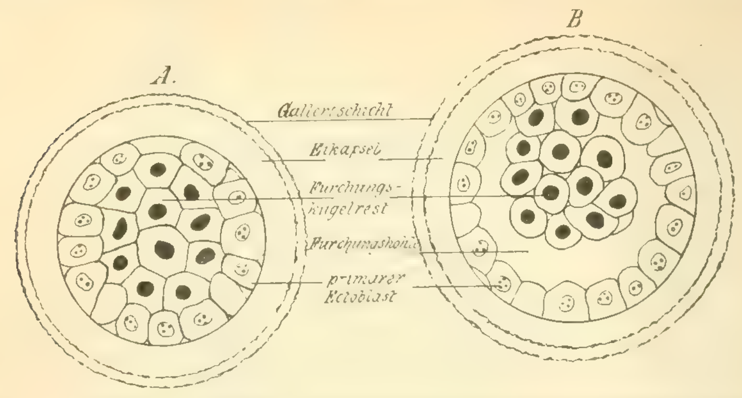


Fig. 196. Optische Querschnitte des Kanincheneies in zwei unmittelbar auf die Furchung folgenden Stadien; nach E. v. Beneden.

A das Ei ist noch ein durch die Furchung entstandener solider Zellhaufen. *B* Entwicklung der Keimblase nach Auftreten der Furchungshöhle.

Fig. 197. Schema der Eihäute des Kaninchens.

Zwischen *—* unterhalb der beiden Querschnitte des Sinus terminalis liegt das grosse fast bis zum Eiäquator reichende Nabelblasenfeld oder das Omphalochorion. Ueber dem Querschnitt des Sinus terminalis liegt die nur aus amniogenem Chorion bestehende Randzone.

sammelt sich eiweisshaltige Flüssigkeit an, die zusammen mit dem heranwachsenden Embryo die obere Nabelblasenhemisphäre gegen die untere einbuchtet und damit die Nabelblasenhöhle spaltförmig verengt.

Die untere Nabelblasenhemisphäre ist stets gefässlos und fällt später der Atrophie und Auflösung anheim. Die Blutgefässe der Allantois und die der oberen Nabelblasenhemisphäre sollen nach den Einen miteinander anastomosiren, während Andere diese Anastomosen leugnen

Die Placentarstelle befindet sich an der mesometralen Uterusseite. Noch ehe sich das Amnion schliesst, entsteht um den Embryo herum, auf der Keimblase, eine Ectoblastverdickung, in deren Gebiete noch vor dem Verschlusse des Amnion die Verlöthung des Eies mit dem Uterus eintritt. Der Uterus besitzt nur eine, die gewöhnliche Form von Uterusschläuchen.

Im Bereiche des Ectoblastwulstes ist das Uterusepithel ähnlich, wie bei den Raubthieren, zu einem Syncytium herangewuchert, das sich mit dem Ectoblastwulst so innig verbindet, dass beide Theile nur schwer von einander unterscheidbar sind. Von hier aus breitet sich das Syncytium als deckelförmige Platte aus und schliesst die Mündungen der Uterusschläuche ab. Die Zotten des amniogenen Chorions können somit nirgends direct in die Mündungen der Uterusschläuche einwachsen, sondern müssen das Syncytium vor sich herstülpen. An der mesometralen Seite entsteht durch Bindegewebs- und Gefässwucherung in der Uterusschleimhaut der Placentarwulst, in dessen Umgebung die Schleimhaut ringförmig vertieft erscheint. Er bildet zusammen mit dem Syncytium die Placenta materna und ist durch eine tiefe Furche in zwei wulstartige Theile gesondert. In weiteren Entwicklungsstadien kann man deutlich die uterine und fötale Placenta von einander unterscheiden.

Die embryonalen Gefässe dringen tief in die obenerwähnte Furche ein. Die Uterusschläuche betheiligen sich durch ausgiebige Wucherung an der Placentabildung und werden durch gleichfalls gewuchertes Bindegewebe auseinander gedrängt. In der Umgebung der enorm gewucherten und grosse sinuose Bluträume darstellenden Gefässe, in welche die Chorionzotten eintauchen, findet man mit glycogenen Massen erfüllte sogenannte Deciduazellen, die einen Hauptbestandtheil der Placenta uterina bilden und die Bestandtheile der Uterinmilch liefern sollen. Die sinuösen Bluträume besitzen nach den Einen ein deutliches Endothel, nach Anderen soll dasselbe von den Zotten durchbrochen werden, und letztere frei in die mütterlichen Blutlacunaen hereinragen. (?)

Bei der Geburt wird die scheibenförmige Placenta uterina in beträchtlicher Dicke im Bereiche der Blutgefässe in Fig. 197 gelöst und mit Ei abgestossen.

Kapitel XVIII: Der embryonale Kreislauf

Eine Schilderung des embryonalen Kreislaufs hat zu unterscheiden:

1. Den Dottersack- oder Nabelblasenkreislauf und
2. den Allantois- oder Placentarkreislauf.

ad 1 Der Nabelblasenkreislauf, über dessen Bedeutung schon auf S. 440 gehandelt wurde, wird in frühen Stadien durch

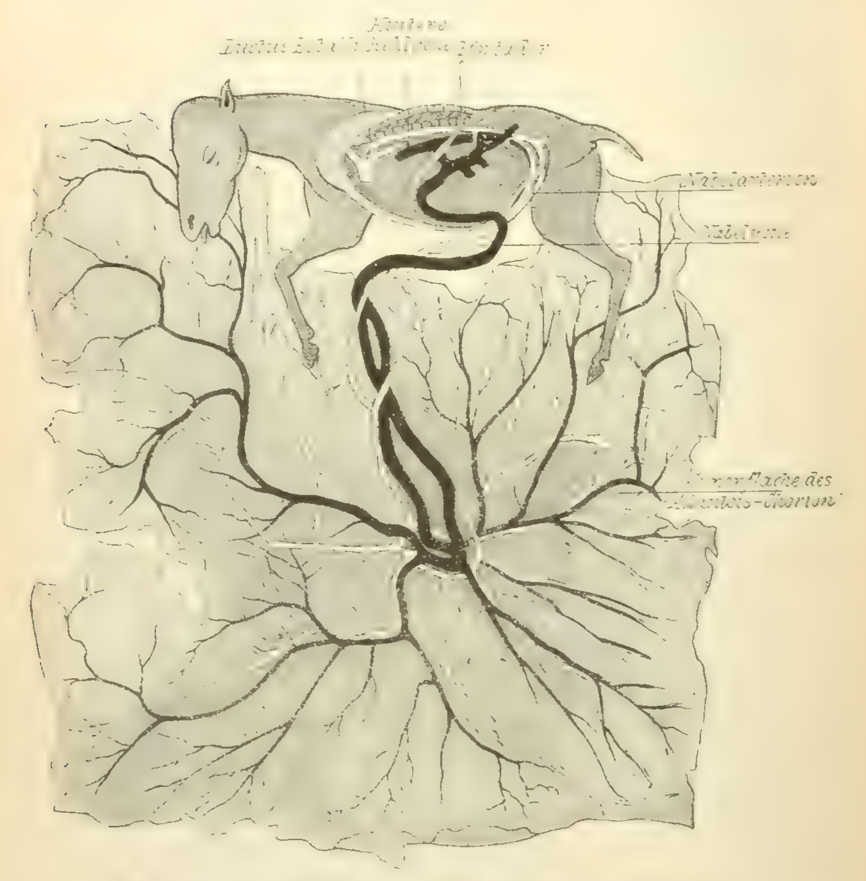


Fig. 198. Placentarkreislauf des Pferdeembryos. Nach Franck
Die reducirte Nabelblase ist nicht berücksichtigt.

mehrere (Fig. 129), dann durch zwei und schliesslich nur durch eine (siehe Fig. 194) die rechte, aus der vorderen Gekrösarterie stammende Nabelblasenarterie mit Blut gespeist. Dieselbe kann entweder einen arteriellen Sinus terminalis bilden (Pferd, Nager), oder direct durch ein Capillarnetz (Wiederkäuer, Schwein, Raubthiere) ihr Blut in die Nabelblasenvene ergiessen, welche in die Pfortader

mündet. Dieser ganze Kreislauf wird bald bedeutungslos. Viel wichtiger ist, wie wir auf S. 525 u. ff. sahen,

ad 2) der Allantois- oder Placentarkreislauf, welcher von zwei starken, aus den Beckenarterien entspringenden Nabelarterien und einer bei den Wiederkäuern und Fleischfressern bis zum Nabelring, beim Pferde bis zum Ende der Amniosscheide doppelten, innerhalb der Bauchhöhle dagegen bei allen Haussäugern einfachen Nabelvene bethätigt wird, und die Athmung und Ernährung des Embryo besorgt. (Fig. 198).

Die beiden Nabelarterien leiten kohlensäurehaltiges, und mit den Zersetzungsproducten des embryonalen Stoffwechsels beladenes Blut aus dem Embryo zur Placenta, wo dasselbe aus dem mütterlichen Blut Sauerstoff und Nährmaterial aufnimmt, Kohlensäure und Zersetzungsproducte dagegen abgiebt. Das Blut kehrt nun »arteriell« durch die Nabelvene zum Embryo zurück. In der Leberpforte mündet die Nabel-

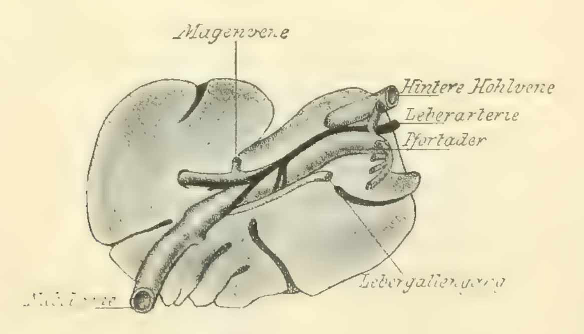


Fig. 199. Leber eines Pferdeembryos mit Gefässen. Nach Franck. Verkleinert.

vene in die Pfortader, welche ihr venöses Blut dem arteriellen Inhalte der Nabelvene beimischt. Beim Pferde und Schweine passirt nun diese gesammte Blutmasse die Leber (Fig 199) und gelangt durch die Lebervenen in die hintere Hohlvene, in welcher eine weitere Zumischung des venösen Blutes aus der hinteren Körperhälfte eintritt.

Bei den Wiederkäuern und Raubthieren dagegen geht ein grosser Theil des Nabelvenenblutes durch den Ductus venosus Arantii, eine direct von der Nabelvene in die hintere Hohlvene gehende Bahn, sofort in die hintere Hohlvene, und nur ein Theil des Nabelvenenblutes passirt die Leber (Fig. 200).

Bei allen Typen enthält also die hintere Hohlvene, nachdem sie das Zwerchfell passirt hat, in der Brusthöhle gemischtes Blut, welches sie in die rechte Herzvorkammer und direct durch das Foramen ovale in die linke Vorkammer leitet, wo ihm eine geringe Menge venösen Blutes durch die Lungenvenen (der Embryo athmet noch nicht durch die Lunge!) zugeführt wird. Vom linken Vorhofe gelangt dieses ge-

mischte Blut in die linke Kammer und durch die Aorta in den Körper. Dabei erleidet das durch die vordere Aorta circulirende, den Hals, Kopf und die Brustgliedmassen versorgende Blut keine weitere Beimischung von venösem Blute, wohl aber ist dies bei dem die hintere Aorta passirenden Blute der Fall (siehe unten). Das die vordere Aorta durchfliessende Blut wird nach Passage der Capillaren durch die vordere Hohlvene in die rechte Herzvorkammer und unter Betheiligung des Lower'schen Wulstes direct gegen das Ostium venosum dextrum hingeleitet und gelangt grösstentheils in die rechte Kammer und von da in die Lungenarterie. Da jedoch die Lunge noch nicht functionirt, strömt nur eine geringe Blutmenge in dieselbe ein; weitaus der grösste Theil des in die Lungenarterie eintretenden Blutes fliesst durch den Ductus Botalli in die hintere Aorta, deren Inhalt dadurch abermals venöses Blut beigemischt wird (siehe oben). Die hintere Aorta versorgt nun die hintere Körperhälfte, aus welcher die Vena cava posterior das

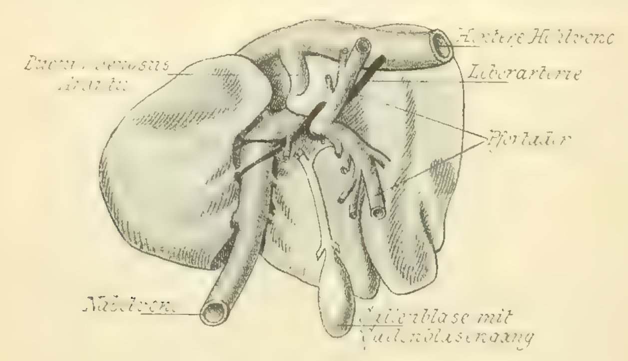


Fig. 200. Leber eines Kalbes mit Gefässen. Nach Franck. Verkleinert.

Blut zum Herzen zurückleitet, während die grossen Nabelarterien einen Theil des Aortenblutes zur Placenta führen, von welcher es durch die Nabelvene zum Embryo zurückkehrt. Der Placentarkreislauf bildet also eine mächtige Seitenschliessung des im Embryo selbst sich abspielenden, gegen diese Seitenbahn, sowohl an Blutmasse als Ausdehnung wesentlich zurücktretenden Kreislaufs. Der Placentarkreislauf wird, abgesehen von dem in der Aorta herrschenden Blutdruck, noch besonders durch die sehr musculöse Media und Intima der Nabelarterien und Nabelvenenäste begünstigt, deren Wirkung geradezu als eine Art in die Fläche aus- gezogenes Placentarherz, als eine neue Kraftquelle für den ausgebreiteten Placentarkreislauf aufgefasst werden darf (Fig. 198).

Es erhellt aus dieser Schilderung, dass der Embryo nur durch gemischtes Blut sich ernährt und athmet. Jede länger dauernde Unterbrechung des embryonalen Kreislaufs (z. B. durch Unterbindung der Nabelvene) führt in kürzester Zeit zum Tode des Embryo durch Erstickung.

Der Blutdruck in der linken Herzvorkammer ist im Embryo geringer als in der rechten, ein Umstand, der die Möglichkeit, dass Blut aus dem rechten Vorhof in den linken durch das foramen ovale

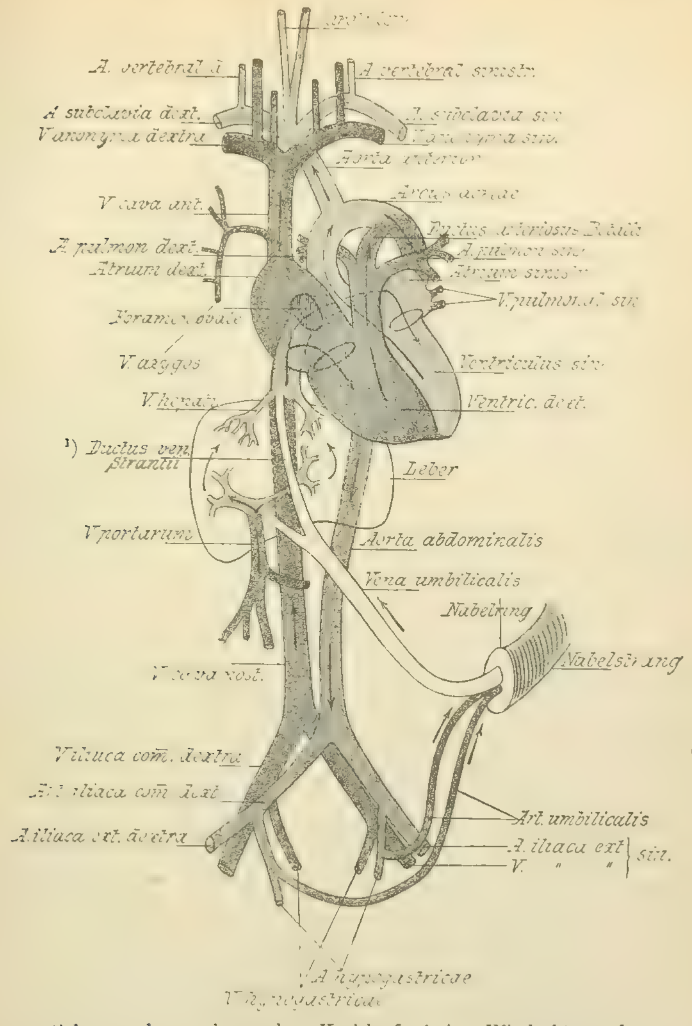


Fig. 201. Schema des embryonalen Kreislaufs beim Wiederkäuer kurz vor der Geburt.

übertritt, überhaupt ermöglicht. Dabei wird die Klappe des ovalen Loches in die linke Vorkammer umgeschlagen.

Mit dem ersten Athemzuge nach der Geburt ändern sich diese Verhältnisse; da durch die nun functionirende Lunge Blut aus der

1) Lies: Ductus ven. »Arantii« statt Ductus ven. »Strantii«.

Lungenarterie angesaugt und in gesteigerter Masse durch die Lungenvenen in die linke Vorkammer eingeleitet wird, muss der Blutdruck in letzterer sich erhöhen. Infolge davon legt sich die Klappe des ovalen Loches an die Vorkammerscheidewand an und verwächst bald mit derselben.

Ist die Klappe defect, so entsteht durch fortgesetzte Mischung von arteriellem Lungenvenenblut mit dem venösen Blute der rechten Vorkammer durch das offenbleibende Foramen ovale Blausucht (Cyanose).

Durch die Function der Lunge wird der Ductus Botalli, durch welchen nun kein Blut mehr in die Aorta fliesst, entlastet. Seine Musculatur degenerirt fettig und wird resorbirt, seine Intima legt sich in Falten, und die ganze Bildung wird zum bindegewebigen, soliden Ligamentum arteriosum. Damit wird aber auch der Blutdruck in der hinteren Aorta sinken müssen, und es fliesst nun auch kein Blut mehr in die nach Zerreissung des Nabelstrangs functionslos gewordenen und sich contrahirenden Nabellarterienstämme, deren bindegewebige Reste als seitliche Blasenbänder restiren. Die ebenfalls nach Zerreissung des Nabelstrangs functionslos gewordene Nabelvene wird zum Ligamentum teres der Leber, während sich der Ductus venosus Arantii in einen Bindegewebsstrang umwandelt. Der Urachus löst sich unter Bildung und Resorption einer Detritusmasse von der Allantois, und die embryonale Harnblase zieht sich gegen die Beckenhöhle zurück.

Kapitel XIX: Die Geburt.

Am Ende der Trächtigkeit treten periodische krampfhafte Contractionen des Uterus, die Wehen, ein und zersprengen die mit Flüssigkeit erfüllten, den Embryo blasenartig umhüllenden Eihäute an der Stelle, wo das Chorion durch den Muttermund nach aussen hervorgepresst wird. Das dabei ausfliessende Fruchtwasser (Allantois- und Amniosflüssigkeit) macht die Geburtswege schlüpfrig, und die Frucht oder bei Multiparen die Früchte - werden allmählich und nacheinander geboren, während die Eihäute und die Placenta im Uterus zurückbleiben und erst nach der Geburt des Jungen durch die sogenannten Nachwehen als Nachgeburt ausgestossen werden. Das Gewicht des Jungen und der bei der Geburt stattfindende Zug am Nabelstrang führt dazu, dass sie im umgestülpten Zustande, die Innenfläche nach aussen gekehrt, ausgepresst wird. Beim Pferde und Wiederkäuer gehen in der Regel sämmtliche Fruchthüllen als Nachgeburt ab, beim Schweine und Fleischfresser, deren Junge häufig im Amnion geboren werden, besteht die Nachgeburt in solchen Fällen nur aus Chorion, resp. Chorion und Placenta.

Die Lösung der Eihäute gestaltet sich bei Indeciduaten und Deciduaten verschieden.

1. Indeciduaten:

a) Beim Schweine, dessen Chorionzotten nur ganz locker mit der Uterusschleimhaut verbunden sind, erfolgt die Lösung der Nachgeburt meist schon während der Geburt und die Ausstossung derselben, wenn die Chorien der einzelnen Eier nicht miteinander verwachsen sind, sofort nach der Geburt der zugehörigen Frucht. Vielfach kann auch eine nachfolgende Frucht eine oder mehrere Nachgeburten vor sich her schieben. Sind die Chorien der in je einem Uterushorne gelegenen Früchte untereinander verwachsen, so erfolgt deren gemeinschaftlicher Abgang erst nach Entleerung aller Früchte des betreffenden Hornes.

b) Bei der Stute tritt die Lösung der Eihäute entweder ebenfalls schon während der Geburt ein, und das Junge kann dann in sämmtlichen Eihäuten geboren werden, oder die Eihäute werden erst gegen Ende der Geburt gelöst und unmittelbar nach der Frucht ausgestossen. In der Regel bringen jedoch erst die Nachgeburtswehen die Eihäute zu völliger Lockerung und treiben sie innerhalb der ersten halben Stunde nach der Geburt, selten später aus.

c) Bei den Wiederkäuern erfolgt die Trennung der Cotyledonen und Carunkeln regelmässig erst einige, bei der Kuh 4 bis 6, Stunden nach der Geburt, und nur in der Umgebung des Muttermundes ist dieselbe schon während der ersten Wehen eine vollständige. Häufig kann die Nachgeburt Tage und Wochen lang im Uterus zurückgehalten und erst durch Fäulniss gelockert werden. Grund hiervon ist einmal die innige Verbindung zwischen der Mutter und dem Ei durch die zahlreichen Placenten und ferner der Umstand, dass die Uteruscontractionen wegen der nicht musculösen Carunkelstiele nicht direct auf die Carunkeln einwirken können.

Bei allen Indeciduaten bleibt das Uterusepithel bei der Geburt im Wesentlichen intact, und letztere erfolgt ohne jede oder doch nur mit unbedeutender Blutung.

2. Wesentlich anders liegen die Verhältnisse bei den Deciduaten, bei denen in Folge der innigen Verwachsung von Ei und Uterusschleimhaut zugleich mit dem Chorion und Fruchtkuchen auch der Mutterkuchen unter gleichzeitigen grösseren oder kleineren Blutungen abgestossen wird. Damit muss die Uterusschleimhaut »wund« werden. Die durch die Placentalösung bedingte Blutung aus den eröffneten mütterlichen Gefässen wird durch die, nach der Geburt eintretende Contraction des Uterus zum Stehen gebracht. Die Nachgeburt wird bei den Fleischfressern und Nagern, entweder unmittelbar nach der Geburt des zugehörigen Jungen oder mehrerer Eihäute zusammen, durch ein nachfolgendes Junges ausgepresst. Werden die Früchte im Amnion geboren, so zerreisst die Mutter dasselbe mit den Zähnen. Schwein und Fleischfresser nabeln ihre Jungen durch Zerkauen der

Nabelschnur ab, während dieselbe bei Pferden und Wiederkäuern weniger fest ist und schon durch das Gewicht des Jungen bei der Geburt abreisst.

Nicht nur die Fleischfresser, sondern auch die Hufthiere verzehren, sich selbst überlassen, die Nachgeburt.

Der nach der Geburt sich einstellende Ausfluss aus den Geburtswegen, der Lochialfluss, ist bei den Indeciduaten kaum merklich oder fehlt ganz. Man findet bei denselben einige Tage nach der Geburt eine kleine Menge einer mitunter röthlichen meist aber an Farbe und geformten Elementen an die Uterinmilch erinnernden eiweisshaltigen Flüssigkeit, die beim Pferde direct resorbirt zu werden scheint, bei den Wiederkäuern in kleinen Quantitäten abtröpfeln kann. Auch die Rückbildung der gewucherten Uterusschleimhaut und ihrer vergrösserten Schläuche vollzieht sich rasch. Die Carunkeln der Wiederkäuer entarten fettig und zeigen eine gelbbraune Farbe; sie verlieren ihre Stiele und bilden mit ihren Scheiteln eine Art gelblicher, scharf begrenzter Narben. Der Uterus verkleinert sich durch fettige Degeneration seiner gewucherten Muscularis fast auf seine gewöhnliche Grösse, behält aber dickere Wandungen als im jungfräulichen Zustand und zeigt vielfach kleine, bleibende Assymetrieen.

Von den Deciduaten zeigen den anfangs blutigen, dann eiterigen und schliesslich schleimigen Lochialfluss am deutlichsten die Fleischfresser; doch ist derselbe ebenfalls ziemlich unbedeutend und meist nach 10 Tagen beendet. Nach der Geburt sind Placenta materna und Decidua reflexa verschwunden, die Uterusschlauche und Blutgefässe sind im Bereiche der, durch Zersetzung des Blutfarbstoffs missfarbigen, Placentarstelle zerstört, und die Uteruswand besteht dann nur noch an ihrer inneren Fläche aus der mit Bindegewebe überzogenen Muscularis. Das Bindegewebe ist stark mit Lymphe infiltrirt und enthält noch theilweise Reste von Uterusschläuchen, welche sich abkapseln und zerfallen. Die epithelfreie Oberfläche derselben scheint sich von den zwischen den Eikammern gelegenen, intact gebliebenen tauben Schleimhautstellen her zu regeneriren und durch Einbuchtung neue Uterusschläuche zu erzeugen. Noch rascher vernarbt die Schleimhautwunde bei den Nagern.

Die Jungen der Deciduaten werden in sehr hilflosem Zustande und blind (mit verklebten Augenlidern), die der Indeciduaten sehend und in kürzester Zeit coordinirter Bewegungen fähig geboren.

Schwangerschaft und Geburt.
Mutter und Junges nach der Geburt.*)

Von

Ellenberger.

Die Schwangerschaft.

Die Schwangerschaft (Trächtigkeit, Graviditas) der weiblichen Individuen giebt sich durch gewisse äussere Merkmale (Symptome der Schwangerschaft) und durch gewisse Aenderungen in den Organfunctionen des Mutterthieres zu erkennen. In der ersten Zeit der Trächtigkeit fällt nur das veränderte Benehmen der Thiere auf; sie werden ruhiger und bedächtiger, bewegen sich langsamer und vorsichtiger und vermeiden das Springen; temperamentvolle und lebhafte Thiere werden phlegmatisch, vorher kräftige Individuen ermüden bald und schwitzen leicht; bei kitzlichen Stuten nimmt die Sensibilität der Haut ab; trächtige Hündinnen werden meist streitsüchtig. Der Appetit der trächtigen Thiere ist gesteigert; zuweilen stellen sich besondere Gelüste ein (Aufnahme von Erde, Russ, Haaren, Kalk, Trinken von Pfützenwasser und Urin u. s. w.). Das wichtigste und constanteste Merkmal der stattgehabten Conception ist aber das Cessiren der Brunst**); es besteht die Regel, dass schwangere Individuen die Männchen nicht mehr zur Begattung zulassen (s. II, S. 277).

Gegen Ende der ersten und zu Anfang der zweiten Hälfte der Schwangerschaft wird das Junge durch den Mastdarm und, namentlich bei Kühen, auch durch die Bauchwand von aussen fühlbar. Zu dieser

*) Die Fussnote S. 250 bezieht sich auch auf diesen Abschnitt. Erst in letzter Stunde bin ich genöthigt worden, diese Abhandlung zu übernehmen. Diejenigen Gegenstände, welche in den Lehrbüchern über Geburtshülfe, über Thierzucht und Zoologie eingehend abgehandelt werden, sind in der nachfolgenden Abhandlung nur ganz kurz berührt worden, z. B. die Frage der Vererbung und Anpassung, der Descendenztheorie, die Lehre von der Entstehung der Geschlechter u. s. w.

**) Seite 277, Zeile 11, 12, 13 von unten muss es in Bezug auf die von Franck angegebenen Brunstzeiten der Kühe, Schafe und Schweine Stunden anstatt Tage heissen. Damit wird die darauf bezügliche Bemerkung hinfällig. Es handelt sich offenbar um einen Druckfehler in Franck's Lehrbuch der Geburtshülfe.

Zeit nimmt der Bauch der Mutter an Umfang allmählich und im zweiten Drittel und gegen Ende der Schwangerschaft sehr erheblich zu, wobei die Hungergruben (Weichen) mehr und mehr einfallen und der Rücken sich etwas einbiegt.

Die Vergrösserung und Veränderung des Bauchumfanges, die auch mit einer Vergrösserung der abdominalen Thoraxapertur einhergeht, wird verursacht durch das Wachsthum des Fötus und die Ausdehnung und die in ventraler Richtung stattfindende Senkung des Uterus. Die dadurch entstehende Form des Bauches hängt wesentlich davon ab, ob nur ein Horn und welches der beiden, oder ob beide Uterushörner befruchtet sind und welche Hindernisse dem sich vergrössernden Organe entgegenstehen. Demnach verschiebt sich eventuell der Uterus; der des Pferdes findet die grössten Hindernisse rechts, der der Kuh dagegen linkerseits. So kommt es, dass der Uterus beim Pferde etwas nach links, bei der Kuh etwas nach rechts liegt. Bei allen Thieren liegt der Uterus direkt der Bauchwand an; er zeichnet sich demnach bei mageren Thieren durch die Bauchwand ab. Der Druck im Bauchraume bleibt ungefähr derselbe wie vor der Schwangerschaft.

Beim **Pferde** ist, abgesehen von dem seltenen Vorkommen von Zwillingen, in der Regel nur ein Horn trächtig. Dieses und der Uteruskorper, in welchem ein Theil und selten das ganze Junge liegt, vergrossern sich bedeutend und zwar erreichen beide je einen Umfang von 80—100 *cm*. Dabei wird das Horn 80—90 *cm* lang, es wächst besonders an der convexen Seite und reicht schliesslich weit über das am Eierstock festliegende Ende hinaus, so dass letzteres (incl. Eierstock) ungefähr in der Mitte des Gesammtuterus liegt (Franck). Der ganze trächtige Uterus liegt, abgesehen vom aboralen Theile des Cervix, in der Bauchhöhle und zwar an der Bauchwand; er reicht meist bis an das Zwerchfell, die Leber und den Magen. Er verschiebt den Darmkanal dorsalwarts und seitlich; dabei nimmt auch die Weite des Dickdarms ab. Die Uterushörner liegen an und zwischen den Lagen des Colon.

Das nicht trächtige Horn wächst ebenfalls, aber weniger als das trächtige, so dass letzteres oft doppelt so lang ist als das erstere. Die beiden Hörner sind mit den Enden gegen einander gerichtet; sie verlaufen erst lateral, dann brustwärts (oral) und dann medial.

Bei linksseitiger Trächtigkeit ist der asymmetrische Uterus etwas nach links (das ist die Regel), bei rechtsseitiger etwas nach rechts verschoben.

Beim **Rinde** ist in der Regel nur ein Horn und zwar meist (zu 60 pCt.) das rechte befruchtet. Im Uteruskörper, der bei diesem Thiere, wie bei allen übrigen Hausthieren, mit Ausnahme des Pferdes, nur sehr wenig wächst, liegt der Fötus nicht. Das Eierstocksende des Uterus ist etwas dorsal gelagert; die Hörner verlaufen erst oral, dann ventral, dann caudal; sie liegen an der rechten, schrägen Fläche des Wanstes. Der ganze Uterus, der oral vom Netz bedeckt ist, liegt asymmetrisch und zwar wegen des links befindlichen Wanstes stets etwas nach rechts; er reicht mit seiner dorsalen Fläche bis in die Hungergrube hinauf. Er verschiebt die Därme oral- und dorsalwärts, so dass dieselben z. Th. auf seiner dorsalen Fläche liegen.

Oralwärts grenzt der Uterus links an den Wanst, im Uebrigen an den Psalter und Labmagen; er reicht also nicht so weit brustwärts als beim Pferde und liegt dem Zwerchfelle an. — Wenn das linke Horn trächtig ist, dann verschiebt dies den Wanst derart, dass es in der linken Flanke die Bauchwand erreicht.

Bei Schaf und Ziege liegen ähnliche Verhältnisse vor als beim Rinde. Bei den Wiederkäuern und beim Pferde überragt der Uterus das Ligamentum latum beträchtlich (beim Rinde um 38 *cm*, Franck).

Bei der Sau reicht der Uterus wie beim Pferde bis zu der Leber, dem Magen und dem Zwerchfelle vor, seine Hörner liegen zwischen den Därmen. Wenn viele Junge in denselben zugegen sind, dann sind die Hörner vielfach winkelig abgebogen.

Beim Hunde verhält sich der Uterus ähnlich wie bei der Sau. Er knickt sich ebenfalls winkelig ab, weil die Hörner länger werden wie die Länge vom Becken bis zum Zwerchfelle beträgt. Die einzelnen, die Föten enthaltenden Ampullen liegen also, ebenso wie beim Schweine, oft quer und neben- oder übereinander. Der Uterus verschiebt die Därme oralwärts und seitlich, erreicht Magen, Leber und Zwerchfell und dorsalwärts die Niere. Das Zwerchfell ist mit seiner centralen Parthie bei allen Schwangeren erheblich gegen die Lungen vorgeschoben. Es erreicht beim Hunde die Höhe der 5. Rippe, während es gewöhnlich nur bis zur 7. Rippe reicht.

Im fünften Monate der Trächtigkeit werden bei der Kuh und im sechsten bei der Stute die Bewegungen des Fötus sichtbar und fühlbar und die Herztöne hörbar.

Die ersteren sind besonders deutlich bei nüchternen und bei mageren Thieren, bei Aufnahme von kaltem Getränk und beim Stossen gegen den Bauch des Mutterthieres zu beobachten. Die Herztöne hört man beim Anlegen des Ohres an die rechte Flanke der Kuh und an die Nabelgegend des Pferdes. Sie werden aber leicht durch Darm- oder Pansengeräusche übertönt. Die männlichen Föten sollen weniger Herzschläge haben als die weiblichen (S. 239).

Der Appetit der Mutter ist auch in der zweiten Hälfte der Trächtigkeit und sogar noch mehr gesteigert als in der ersten Hälfte. Während aber in der ersten Schwangerschaftshälfte die Ernährung der Mutter zunimmt, nimmt sie in der zweiten Hälfte ab; diese schwächere Ernährung äussert sich besonders an den Epidermoidalgebilden und an den Zähnen. Die Blutmenge des Mutterthieres nimmt aber in dieser Schwangerschaftsperiode unter Erweiterung der Gefässe der Geschlechtsorgane und unter Ausbildung einer Trächtigkeitshyperämie der Becken- und Geschlechtsorgane bezw. aller im Becken gelegenen Weichtheile (Muskeln, Fascien, Bindegewebe) und unter Neubildung zahlreicher Gefässe in der Uterusschleimhaut nicht unerheblich zu. Die grössere Blutmenge bedingt einen erhöhten Blutdruck, eine vermehrte Arbeit des Herzens; diese führt zu einer Arbeitshypertrophie des linken Herzens. Die Organe der Beckenhöhle befinden sich in Folge der genannten Hyperämie in einem Zustande der Schwellung. Die Blutbeschaffenheit der Mutter ändert sich nicht. Das Athmen der Mutterthiere ist in der zweiten Schwangerschaftshälfte etwas erschwert; der abdominale Typus geht theilweise in den pectoralen (costalen) Typus über. Die CO_2-Ausscheidung und die O-Aufnahme sind gesteigert. Wegen der beschwerten und behinderten Athmung sind die Thiere zum anstrengenden Dienste nicht zu verwenden. Die Erschwerung des Athmens ist wesentlich die Folge der behinderten Thätigkeit des Zwerchfells. Die Nierenthätigkeit der Schwangeren ist etwas erhöht; das Uriniren erfolgt öfterer (in Folge des Drucks auf die

Harnblase); der Harn wird bei vielen Mutterthieren 4—6 Wochen vor der Geburt eiweisshaltig; diese physiologische Albuminurie verschwindet nach der Geburt wieder. Die Verdauung der schwangeren Thiere ist meist gut; nur zuweilen stellen sich Störungen im Kothabsatze ein.

Einige Wochen oder Tage vor der Geburt tritt auch das sogenannte Einfallen des Kreuzes (der Kruppe) ein, indem sich zwischen den Beckenknochen und der Wirbelsäule flache Gruben bilden; zu dieser Zeit vergrössert sich auch die Vagina, ihre Falten werden höher und zahlreicher; ihre submucösen Venen sind stark gefüllt und erweitert.

Das Einfallen des Kreuzes wird durch den Zug, welchen der Uterus, der sich gegen Ende der Trächtigkeit sehr bedeutend senkt, auf das Diaphragma pelvis und damit auf das Ligamentum tuberoso- et spinoso-sacrum ausübt, bedingt. Dieser Zug führt auch dazu, dass die Scham und der After tiefer in das Becken hineingezogen werden.

Bei Kühen, die aus öconomischen Zwecken gemolken werden, versiegt die Milch 3—4 Monate oder bei ganz guten Milchkühen erst 4 Wochen vor der Geburt; dabei wird das Euter schlaff und klein. Gegen Ende der Trächtigkeit, also kurz vor der Geburt, schwillt das Euter unter gleichzeitiger Vergrösserung der Zitzen wieder an.

Die Euterschwellung ist an der Seite des nicht befruchteten Hornes und in den aboralen Parthien der Milchdrüse am bedeutendsten. Einige Tage vor der Geburt, selten früher, tritt die Milchabsonderung im Euter ein; es bildet sich eine sogenannte unreife Milch, die der Uterinmilch verwandt ist und Colostrum genannt wird (II_1, S. 454).

Die Geburt.

Sobald der Fötus im Mutterleibe einen bestimmten, nach der Thierart verschiedenen Grad der Ausbildung erreicht hat, tritt die Geburt, d. h. die Ausstossung der Jungen aus dem Uterus ein, indem sich die Placenta ablöst und die Ernährung des Jungen durch die Mutter aufhört. Kann die Geburt wegen irgend eines Hindernisses nicht stattfinden, dann stirbt das Junge in der Gebärmutter.

Die Zeit, welche von der Befruchtung bis zur Ausstossung der Frucht aus ihrer Brutstätte verstreicht, wird die **Tragezeit**, Schwangerschaft, genannt. Die Tragezeit ist etwas verschieden nach dem Alter, der Rasse, dem Nährzustande und sonstigen individuellen Verhältnissen der Mutter, nach der Individualität des Vaters, nach dem Geschlecht, der Zahl und Grösse der Föten und dergl. Männliche Junge werden etwas länger (1—2 Tage) getragen als weibliche. Das englische Pferd trägt z. B. 15 Tage länger als das Percheron, die Shorthorns und Holländer 7—12 Tage kürzer als die kärnthner Kühe, die Southdownschafe 6 Tage kürzer als die Merinos u. s. w. Sehr grosse Früchte und Zwillinge werden etwas früher geboren, als kleine u. s. w.

Folgende mittlere Tragzeiten werden angegeben:

Für den Menschen	40	Wochen	(280 Tage).
» » Elefanten	90	»	
» » Giraffen	63	»	
» das Pferd	48	»	(340 Tage).

für das Rind	40	Wochen	(280 Tage).
» Schaf und Ziege	20—21	»	(144 »).
» das Schwein	17—18	»	(120 »).
» den Hund	8—9	»	(60 »).
» die Katze	7—8	»	(55 »).
» das Kaninchen	5	»	

Wenn die Tragezeit erheblich kürzer, das Junge aber lebensfähig ist, dann spricht man von Frühgeburten; ist die Tragezeit bedeutend länger, dann nennt man dies Spätgeburt.

Spätgeburten hat man eintreten sehen bei Menschen bis zum 325., bei Pferden bis zum 420., bei Kühen bis zum 335., bei Schafen bis zum 160., bei Schweinen bis zum 130., bei Hunden bis zum 70., bei Katzen bis zum 60. Tage.

Frühgeburten sind beobachtet worden beim Menschen schon am 246., beim Pferde schon am 307., bei Kühen schon am 240., bei Schafen schon am 135., bei Sauen schon am 110., bei Hündinnen schon am 55. und bei Katzen schon am 50. Tage. Erfolgt die Geburt erheblich früher, dann ist das Junge nicht lebensfähig; man spricht dann von einem Abortus. Das Verkalben findet meist im 6.—8., das Verlammen im 4. und das Verfohlen im 3.—5. oder 8.—10. Monate statt.

Die Geburten finden meist in der Nacht oder gegen Morgen statt

1. **Anzeichen der herannahenden Geburt. Vorbereitungsstadium.** Ungefähr in den letzten 48 Stunden vor der Geburt tritt Schwellung der Scham und des Euters, Schleimausfluss aus der ersteren, Milchbildung in dem letzteren, tiefes Senken des Bauchs und Einfallen der Kruppe (der Seitentheile des Kreuzes) ein. Dabei zeigt sich eine gewisse Aenderung im Benehmen der Thiere; sie sehen sich zuweilen nach dem Bauche um, die Schweine wühlen in der Streu und machen ein Nest, die Hündinnen wühlen sich Gruben, die Katzen verkriechen sich und suchen sich ein Geburtslager auf, manche Kühe scharren die Streu mit den Vorderfüssen unter den Leib u. s. w. Bei Stuten und Kühen bemerkt man wohl zuweilen ein schwaches Heben und Senken in der Hüftgegend und bei Kühen auch in der rechten Flanke.

2. **Eröffnungsstadium.** Wenige Stunden, selten schon wenige Tage vor der Geburt stellen sich bei den trächtigen Thieren kolikartige Erscheinungen ein; die Thiere versagen das Futter, legen sich oft nieder, um bald wieder aufzuspringen, treten hin und her und entleren öfter Harn und Koth. Diese und ähnliche Erscheinungen werden veranlasst durch die sogenannten vorbereitenden Wehen, Eröffnungswehen, Dolores präparantes. Es sind dies partielle, seltener allgemeine Contractionen des Uterus, die im Verhältniss zu den echten, zu den Austreibungswehen nur kurze Zeit dauern und sich in längeren Pausen wiederholen. Sie dienen dazu, die Oeffnung des Cervicalcanals herbeizuführen und einen Theil der Eihäute mit dem Fruchtwasser in denselben hinein und in die Scheide zu drängen. Wahrscheinlich bezwecken sie auch, die bei der Geburt nothwendige, aber erst im Austreibungsstadium erfolgende Umlagerung des Fötus einzuleiten, resp. vorzubereiten.

Um die Umlagerung des Fötus bei der Geburt schildern zu können, senden wir eine Darstellung der Lage des Fötus im Uterus voraus (s. Fig. 224). In der ersten

Hälfte der Schwangerschaft, während welcher — abgesehen von der allerersten Zeit — der Fötus frei aufgehängt an der Nabelschnur in der Amniosflüssigkeit schwimmt, können vorübergehend, namentlich bei Bewegungen der Mutter, Veränderungen der Lage, Stellung und Haltung, welche der Fötus während der Ruhe inne hat, eintreten. Später dürfte dies unmöglich sein wegen der Schwere und des Drucks der Baucheingeweide und der Bauchwand und wegen der Grösse und Schwere des Fötus. Beim Menschen können allerdings auch später noch Lageveränderungen stattfinden.

Bei den uniparen Thieren liegt der Fötus wie erwähnt in der Regel in einem Horne und nur bei der Stute z. Th. und später oft grösstentheils im Uteruskörper. Das Vordertheil der Frucht ist in der Regel gegen den Beckeneingang der Mutter gerichtet (Kopfendlage); der Rücken des Fötus ist gekrümmt, der Kopf gegen die Vorderbrust gewendet, die Beine sind in den Gelenken gebogen; dabei ragen bei den Kopfendlagen die Hufe der in den Fessel- und Fersengelenken gekrümmten Becken-

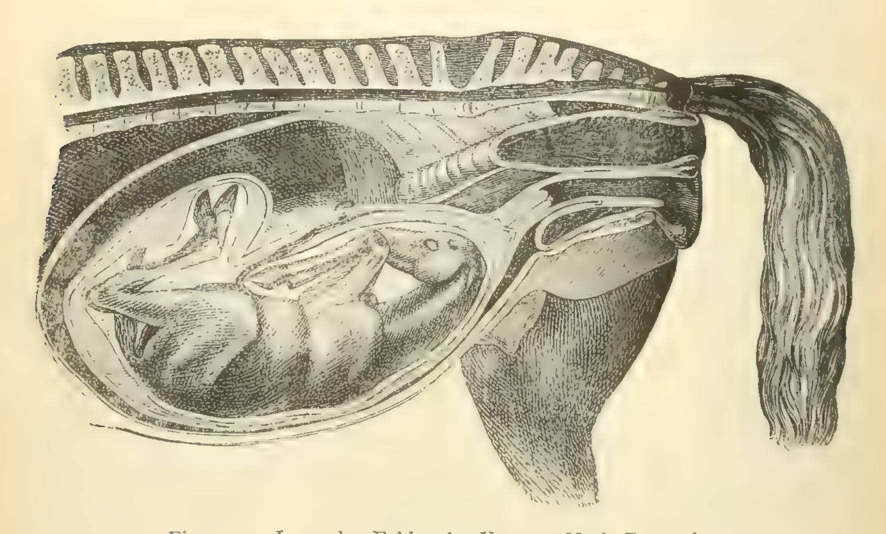


Fig. 224. Lage des Fohlen im Uterus. Nach Franck.

gliedmassen bis zum Eierstocksende des Uterushornes, während der Kopf noch ziemlich weit vom Uterusende entfernt ist. Liegt die Frucht im Uteruskörper, dann ragen die Hinterbeine wohl auch in das unbefruchtete Horn hinein. Gewöhnlich liegt in diesem, und zwar bis zum Ende des Hornes, nur ein Theil der äusseren Eihülle. Der Rücken des Fötus ist der Convexität des Uterushornes und dem Bauch der Mutter zu-, dem Rücken derselben also abgewendet. Bei der Kuh liegt der in der Regel (zu 95 bis 96 pCt.) in Kopfendlage befindliche Fötus meist etwas schief und zwar im rechten Horne mit dem Becken mehr nach rechts, mit dem Kopfe etwas nach links, im linken Horne umgekehrt. Der stark gekrümmte Rücken des Fötus ist entsprechend der Convexität des Horns meist seitlich, bei trächtigem rechten Horne nach links und bei trächtigem linken Horne nach rechs, selten dorsal und noch seltener ventral zur Mutter gerichtet; die Bauchseite der Frucht liegt gegen die Concavität der Hörner. Im Uebrigen verhält sich der Fötus wie beim Pferde, seine Gliedmassen sind gekrümmt, sein Kopf ist gegen die Brust gebogen u. s. w. Beim Schafe und der Ziege liegen die Föten wie beim Rinde; nur sind öfterer beide Hörner trächtig.

Bei multiparen Thieren liegen die Jungen meist in beiden Hörnern und zwar in regelmässigen Abständen von einander; der Uteruskörper bleibt frei von ihnen. Da, wo ein Fötus liegt, ist das Uterushorn ampullenartig erweitert; zwischen je 2 Föten resp. Ampullen findet sich eine Einschnürung. Der etwas gekrümmte Rücken der z. Th. in Kopf-, z. Th. in Steissendlage befindlichen Föten liegt nach der convexen Seite der Hörner. Meist wechseln die Kopf- und Steissendlagen der Föten regelmässig unter einander ab. Beim Schweine sind die Chorion der Föten je eines Horns meist miteinander verbunden.

Lageveränderung des Fötus bei der Geburt (s. Fig. 225). Während des Geburtsaktes ändern sich Lage, Haltung und Stellung der Föten und zwar die erstere derart, dass die Längenaxe des Jungen parallel zu der der Mutter verläuft, die Haltung in der Art, dass sich Kopf, Hals, Rücken

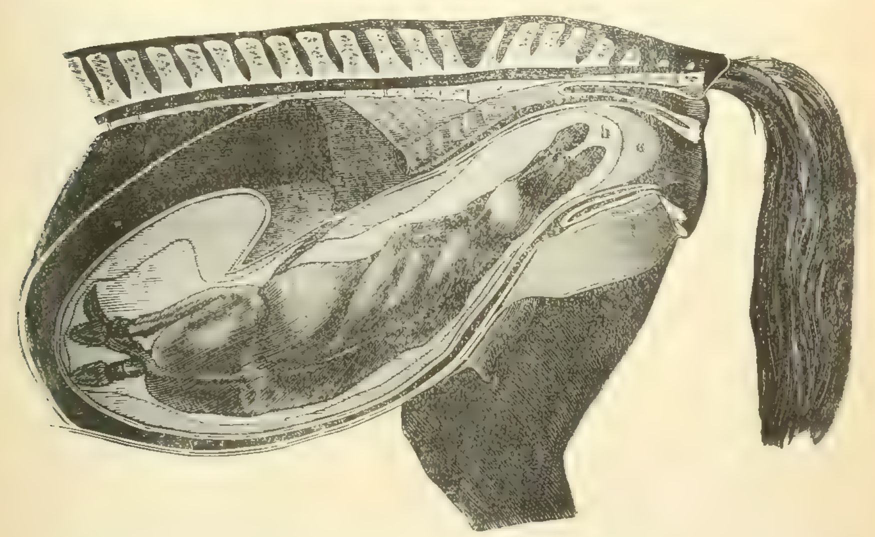


Fig. 225. Aenderung der Stellung und Haltung des Jungen bei der Geburt. Nach Franck.
a Allantois-, *b* Amniosblase.

und Gliedmassen strecken und zwar die Brustgliedmassen und der Kopf gegen den Beckeneingang der Mutter; die Beckengliedmassen strecken sich erst später und zwar in entgegengesetzter Richtung. Die Stellung der Frucht ändert sich in der Weise, dass die Föten eine Drehung um ihre Längsaxe vollziehen, bis ihr Rücken gegen den Rücken der Mutter und ihr Bauch gegen deren Bauch gerichtet ist.

Diese Drehung erfolgt ebenso wie die Aenderung in der Lage der Längsaxe von Seiten des Fötus passiv; sie werden durch die Uteruscontractionen und die Anpassung des Fötus an das Beckeninnere bedingt. Die Brusttiefe des Fötus ist nämlich grösser als die Breite des mütterlichen Beckens; demnach kann der Fötus in der Seitenlage nicht, sondern nur dann geboren werden, wenn seine Sagittalebenen mehr oder weniger denen der Mutter parallel gerichtet sind. Die Streckung der Gelenke des Jungen ist eine Folge von Eigenbewegungen desselben. Diese können veranlasst

werden durch eine in Folge der Hemmung des Placentarkreislaufs eintretende CO_2-Anhäufung im Blute und die dadurch verursachte Reizung des Krampfcentrums. Sie können aber auch als Reflexbewegungen aufgefasst werden, welche in Folge der Reizung der Haut des Jungen durch die Uteruscontractionen eintreten.

Beim Eintritte des Jungen in das Becken (Fig. 226 u. Fig. 227) liegt der Kopf des Fötus derart auf der gestreckten Brustgliedmasse, dass das Mundende des Kopfes des Kalbes auf der Vorderfusswurzel liegt, während das des Fohlen fast bis zu den Fesselgelenken reicht. Während bei den uniparen Thieren 95—96 pCt. aller Jungen mit dem Kopfe zuerst geboren werden, kommen die Jungen der mehrgebärenden Thiere z. Th. mit dem Kopf-, z. Th. mit dem Steissende zuerst zur Welt; sie halten die Gliedmassen z. Th. gestreckt, z. Th. gebeugt.

3. **Das Austreibungsstadium.** Dasselbe zeichnet sich aus durch heftigere, länger andauernde, rascher wiederkehrende Wehen (Dolores ad partum, Austreibungswehen) und durch Mitwirken der Bauchpresse. Die Wehen (Uteruscontractionen) bezwecken in Gemeinschaft mit der Bauchpresse die Hindernisse zu überwinden, die von Seiten der Geburtswege der Mutter und von Seiten des Jungen (Verwachsung der Eihäute mit dem Uterus, Schwere und ungeeignete Form des Fötus und dergl.) der Geburt entgegenstehen Die Wehen erfolgen periodisch und zwar derart, dass eine Reizung eine ganze Anzahl rhytmisch erfolgender Uteruscontractionen auslöst. Die Austreibungswehen stellen gleichmässige, von allen Seiten zugleich beginnende, sich auf den ganzen Uterus erstreckende Contractionen dieses Organes dar. Mit der vorschreitenden Geburt werden sie immer heftiger und heftiger und treten in immer kürzeren Zwischenräumen auf. Jede Wehe beginnt langsam und wird eingeleitet durch eine Contraction der breiten und beim Menschen auch der runden Mutterbänder, wodurch der Uterus beckenwärts und dorsal bewegt und fixirt wird; die Contraction steigt langsam an, um auch langsam wieder nachzulassen. Jede Wehe dauert 15—90 Sekunden; zwischen je zwei Wehen liegt eine Pause von 2—4 Minuten. Man zählte bei der Kuh in 3 Stunden 40—60 Wehen (also alle 3—4 Minuten eine Wehe). Bei lang andauernden Geburten tritt Ermüdung der Uterusmuskulatur ein; die Wehen werden schwächer und schwächer und hören schliesslich ganz auf Die Wehen sind mit Contractionen der Scheide und mit starkem Gebrauch der Bauchpresse, d. h. mit heftigem, meist unter Stöhnen erfolgendem Drängen verbunden.

Wenn die Thiere zu sehr heftigem Drängen genöthigt sind, legen sie sich auf die Seite und strecken die Beine von sich. Der Fötus kann auch ohne Wirkung der Bauchpresse geboren werden; gewohnlich kommt derselben aber beim Geburtsakte ein erheblicher Einfluss zu.

Die Wirkung der Wehen erstreckt sich sowohl auf die Mutter als auch auf die Frucht. Sie bereiten der Mutter heftige Schmerzen, bedingen eine Erhöhung des Aortendrucks, eine Steigerung der Herzfrequenz, der Athemfrequenz und der Innentemperatur, besonders der Temperatur im Uterus und in der Vagina, eine starke Füllung des

grossen Kreislaufs, eine bedeutende Steigerung der Perspiration und vieler Secretionen und eine Behinderung des Placentarkreislaufs. Durch das letztere wird schon eine Wirkung auf den Fötus herbeigeführt. Sie verursacht nämlich, obgleich sie nicht so bedeutend ist, dass das Athembedürfniss des Jungen nicht mehr gedeckt werden könnte, immerhin eine gewisse CO_2-Anhäufung in dessen Blute und in Folge der dadurch veranlassten Reizung des Vaguscentrums (Herzhemmungscentrums) Verlangsamung des Herzschlags des Fötus.

Die Wirkung der Wehen auf den Fötus besteht aber im Wesentlichen in der Ausübung eines kräftigen, die Austreibung bedingenden Drucks. Die

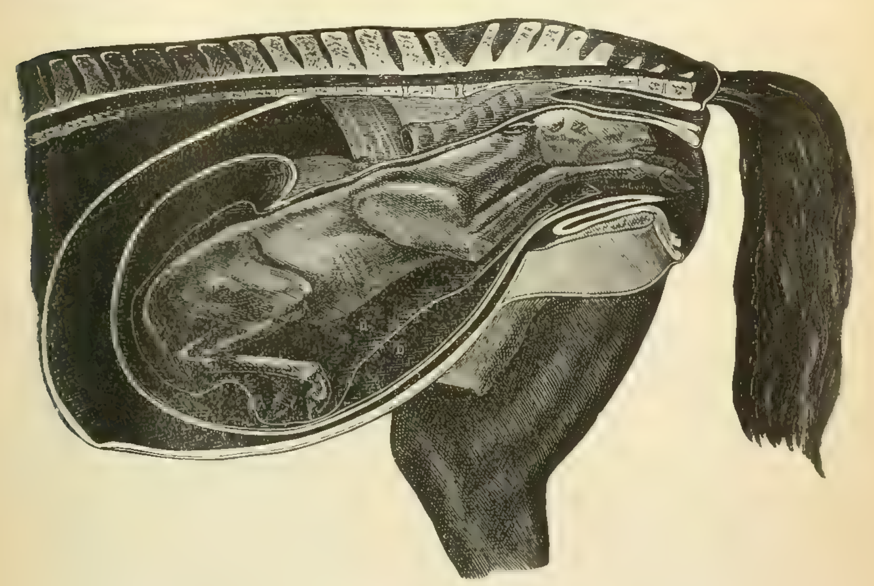


Fig. 226. **Eintritt des Fohlens ins kleine Becken.** Nach Franck.
a Allantoisblase, *b* Amniosblase.

Wehen üben während ihres Höhepunktes eine bedeutende Kraft aus; der Uterusdruck beträgt dann beim Menschen 20—40 und speciell beim Austreiben des Kopfes der Frucht 123 *mm* Quecksilber. Der Druck trifft zunächst wesentlich die Eihäute und das Fruchtwasser, später erst die Frucht direkt.

Schon die vorbereitenden Wehen treiben die Eihäute mit der eingeschlossenen Flüssigkeit gegen und in das Orificum internum, treiben sie dann durch den Cervicalcanal in Form einer zweihülligen Blase in die Vagina und veranlassen dadurch die Eröffnung und Erweiterung des Cervicalcanals und der Orificien. Da in Flüssigkeiten sich der Druck gleichmässig fortpflanzt, so ist die in den Cervix getriebene Blase sehr geeignet zur Erweiterung desselben. Sie wirkt wie ein Cuneus aquosus, ein aus Wasser gebildeter Keil (Röderer). Die Erweiterung wird schliess-

lich so bedeutend, dass der Kopf des Jungen in den Cervix eintreten kann. In Folge der sich steigernden Wirkung der Uteruscontractionen und in Folge des dabei stattfindenden Vortreibens des Kopfs der Frucht, welcher wie ein Stöpsel das Rückfliessen des Fruchtwassers aus der vorgetriebenen Blase hindert, tritt schliesslich ein Bersten derselben ein (Blasensprung), welches die Entleerung der Fruchtwässer in die Vagina und nach aussen veranlasst. Nunmehr treffen die von den Con-

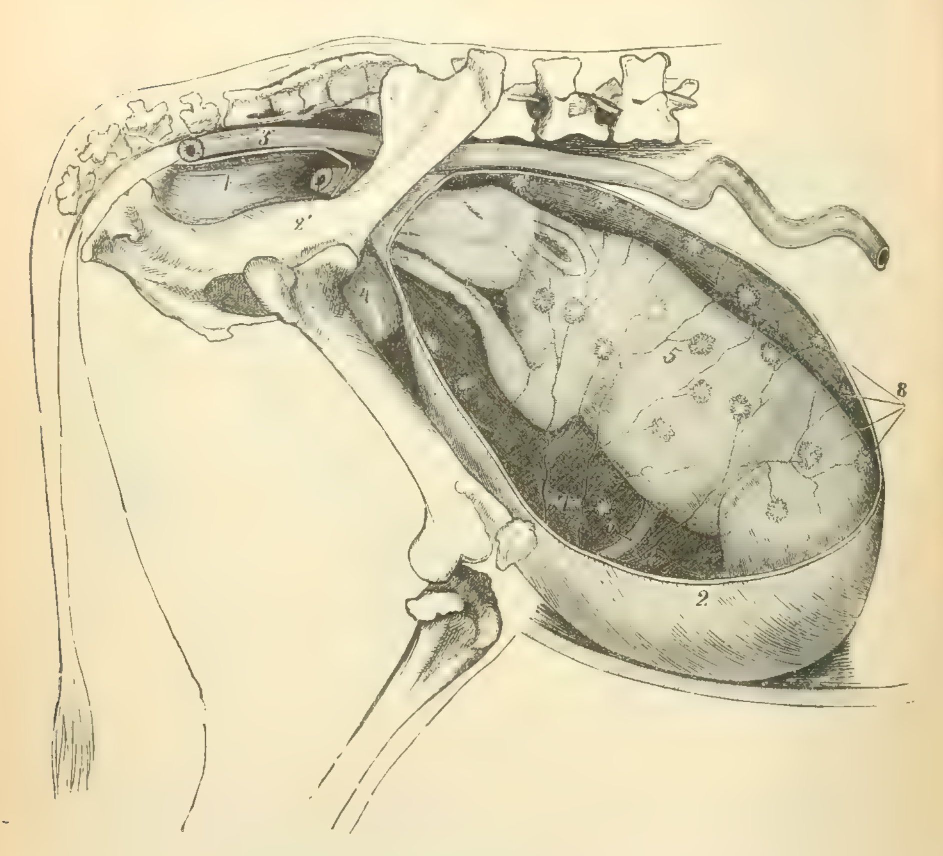


Fig. 227. Schwangerer Uterus einer Kuh kurz vor der Ausstossung. Nach Fürstenberg.

tractionen der Bauchmuskeln unterstützten Uteruscontractionen das bereits in gestreckter Haltung befindliche Junge direkt (Treibwehen) und bewirken zunächst die in wenigen Sekunden erfolgende Drehung des Jungen um seine Längsaxe (S. 567, Fig. 225) und weiterhin das Vorrücken des Jungen in das Becken, in den Cervix und in die Vagina. Zunächst wird bei jeder Wehe der Kopf in das Becken eingetrieben, um in der Pause wieder etwas zurückzuweichen. Unter heftigem

Drängen wird allmählich der den Cervix passirende Kopf mit den Brustgliedmassen durch die Beckenenge hindurch- und dann durch die Vulva nach aussen getrieben. Der schwierigste Theil der Geburt ist das Austreiben des Kopfes, wobei oft eine Verschiebung und Verbiegung der Schädelknochen vorkommt, und das der Brust mit den Schultern. Sobald die Geburt dieser Theile abgelaufen ist, folgt das Hintertheil rasch, oft in einem einzigen Ruck nach.

Die bei der Geburt stattfindende Schädelcompression dürfte zuweilen durch den auf das Gehirn ausgeübten Druck als die Ursache der bei der Geburt eintretenden Pulsverlangsamung des Fötus anzusehen sein.

Während der dritten Periode der Geburt liegt das Mutterthier in der Regel; selten wird die Geburt im Stehen vollendet. Beim Durchgange der Frucht durch das Becken ist nicht allein die Vagina und Vulva stark erweitert, sondern auch das Kreuzbeinende und der Schweif aufwärts gerichtet; auch giebt das Becken häufig in der Symphyse etwas nach.

Sobald das Junge ausgestossen ist, zieht sich der Uterus noch weiter zusammen und presst das Blut aus der Placenta fötalis in das Junge; dies bedingt, da sehr bald kein Blut mehr aus den Nabelarterien zum Fötus kommt, eine Gewichtszunahme des Jungen (um 30—100 *g* beim Kinde). Die Contractionen bedingen ferner eine baldige Stillung der beim M e n s c h e n aus den gerissenen Uterusgefässen stattfindenden Blutung und eine baldige Lösung der Placenta fötalis. Da durch die Contractionen die Chorionzotten der Frucht bei der Geburt blutleer werden, so füllen sie die Gruben der Uterusschleimhaut nicht mehr völlig aus; dadurch wird die Lösung der Placenta sehr erleichtert. Die Eihäute werden aber in der Regel bei der Geburt nicht mit ausgestossen; sie verbleiben vielmehr vorläufig noch im Uterus; nur ganz ausnahmsweise werden die Föten in den Eihäuten geboren.

Gewöhnlich hängt das Junge bei seinem Durchgang durch die Geburtswege (resp. bei seiner Ausstossung) durch den N a b e l s t r a n g noch mit den im Uterus zurückbleibenden Eihäuten zusammen. Während oder unmittelbar nach der Geburt reisst der Nabelstrang ab. Die Nabelstrangzerreissung erfolgt bei P f e r d e n und W i e d e r k ä u e r n von selbst durch das Gewicht der Jungen.

Bei den F l e i s c h f r e s s e r n wird die Nabelschnur von der Mutter abgebissen; ebenso bei S c h w e i n e n, bei denen sie übrigens schon oft innerhalb der Geburtswege reisst.

Beim P f e r d e, den F l e i s c h f r e s s e r n und den S c h w e i n e n erfolgt die Zerreissung der Nabelgefässe ausserhalb des Nabelringes; bei den W i e d e r k ä u e r n reissen die Nabelarterien gewöhnlich innerhalb der Bauchhöhle und Nabelvene und Urachus im Nabelringe; die Nabelstrangscheiden reissen ausserhalb der Bauchhöhle und oft weit vom Nabelringe entfernt. Der Urachus reisst im Nabelringe; in Folge der Contraction der Musculatur schliesst sich die Harnblase am Scheitel.

In der Regel erfolgt bei dem Abreissen des Nabelstranges keine B l u t u n g; das Blut der Nabelvene wird durch Aspiration des rechten Herzens fortgeführt; dadurch wird dies Gefäss entleert; die Nabelarterien ziehen sich stark zusammen und dadurch wird Gelegenheit zur Thrombenbildung gegeben. Diese wird noch dadurch unterstützt, dass nach der Geburt der Blutdruck in der Aorta sinkt; bei einigen Thierarten hilft auch die Contraction des Nabelringes die Nabelarterien abschliessen. Das etwa austretende Blut kommt meist nur aus den Eihüllengefässen.

Bei multiparen Thieren erfolgt die Geburt der folgenden Jungen schneller und leichter als die des ersten und zwar in Zwischenräumen von 5—10 Minuten oder $^1/_4$—$^1/_2$ Stunde.

Die Wehen scheinen sich immer nur auf ein Horn zu erstrecken, so dass ein Horn nach dem anderen entleert wird. Die Eihäute werden auf einmal, nachdem alle Jungen geboren sind, entleert.

Thiere, die schon geboren hatten, gebären leichter als die primiparen. Bei Mehrgebärenden (besonders beim Schwein) sind die Vorwehen, die bei Erstgebärenden oft heftig sind, kaum merkbar.

Nach der Geburt hören zunächst die Wehen auf. Bald (nach $^1/_4$, 1—2 Stunden) treten wieder schwache Wehen (Nachgeburtswehen) ein, welche das Ausstossen der Eihäute bezwecken (Nachgeburt). Die Nachgeburt erfolgt bei den Wiederkäuern schwerer als bei Pferd und Schwein. Das Nähere über diese Verhältnisse, über die Lösung der Placenten, die Bildung der Decidua u. s. w. siehe vorn S. 558.

Die Dauer der Geburt (s. Franck's Lehrbuch der Geburtshülfe). Das Austreibungsstadium lässt sich ziemlich genau feststellen; dagegen ist die Dauer der gesammten Geburt deshalb schwer anzugeben, weil die Eröffnungswehen leicht übersehen werden. Diese dauern 6 bis 8 Stunden und darüber und die Austreibung 1—3—6 Stunden.

Das Austreibungsstadium währt bei der Stute ca. $^1/_2$ Stunde, zuweilen nur 5—10 Minuten (?), bei der Kuh und bei Schaf und Ziege im Mittel 3 ($1^1/_2$—6) Stunden. Manche Autoren geben nur 10 Minuten bis 1 Stunde als Geburtsdauer an. Bei Erstgebärenden, bei Steissendlagen des Fötus und bei Zwillingsgeburten dauert die Geburt (in letzterem Falle die des ersten Fötus) länger als sonst. Bei Zwillingsgeburten wird das zweite Junge sehr rasch geboren.

Beim Schweine beansprucht die Austreibung des ersten Jungen 2—6 Stunden; die übrigen werden in Zwischenräumen von 2—10 Minuten leicht geboren. Das ganze Geburtsgeschäft dauert beim Schwein 2—6 Stunden, beim Hunde 1—6 Stunden. Der Geburt des ersten Jungen gehen beim Hunde 3—10stündige, beim Schwein 2—6stündige Wehen voraus. Bei der Katze schwankt die Geburtsdauer zwischen $3^1/_4$—$6^1/_2$ Stunden.

Beim Menschen dauert die Austreibung bei Primiparen im Mittel 1,72 (1,82 bei Knaben und 1,62 bei Mädchen) und die gesammte Geburt 22,04 und bei Pluriparen 0,9 resp. 15,15 Stunden. Die Hälfte der Geburten läuft innerhalb 9 (bei Pluriparen) resp. 18 Stunden (bei Primiparen) ab.

Die Innervation des Uterus. 1. Die Centren. Das wichtigste Centrum für die Bewegungen des Uterus, das Geburtscentrum (Centrum genitospinale), liegt im Rückenmark und zwar in der Höhe des 1. und 2. Lendenwirbels. Dass dies thatsächlich so ist, beweist die Thatsache, dass bei einer Hündin, deren Rückenmark am 1. Bauchwirbel durchschnitten worden war, das Geburtsgeschäft noch normal ablief. Ausser dem Lendencentrum, welches allein, wie sich aus dem Angeführten ergiebt, für die Geburt genügt (Goltz), sind aber für die Uterusbewegungen noch Centren im grossen und kleinen Gehirn und in der Uteruswand selbst zugegen. Letzteres ergiebt sich daraus, dass der Uterus nach dem Abschneiden aller cerebro-spinalen Nerven noch

weiter fungiren und rhythmische Bewegungen vollziehen kann (ähnlich dem Darmkanale und dem Herzen). In Bezug auf die Gehirncentren und die von ihnen ausgehenden Bahnen wissen wir, dass Reizungen des Rückenmarks bis zum Kleinhirn und des verlängerten Marks ebenso, wie dispnoisches Blut, welches auf das Gehirn einwirkt, Uteruscontractionen hervorrufen.

2. Die Leitungsbahnen. Es sind zwei Arten von centripetalen Fasern vorhanden, excitomotorische und sensible. Die ersteren veranlassen auf reflectorischem Wege Uteruscontractionen. Ein Theil der centripetalen Fasern veranlasst auch reflectorisch eine Erweiterung der Blutgefässe. Als sensible Nerven fungiren Rückenmarksnerven. Die centrifugalen Fasern sind ebenfalls in zwei Gruppen zu sondern, in 1. solche, welche von sympathischen Ganglien, besonders vom Ganglion mesenter. inf. (post) zum Plexus hypogastricus und von hier zu den Geschlechtstheilen ziehen; 2) solche, welche mit den Sacralnerven (je nach der Thierart 1. und 2. oder 3. und 4.) aus dem Rückenmark austreten und ebenfalls zum Plexus hypogastricus und von hier aus zu den Geschlechtstheilen verlaufen; diese entsprechen den Nn. erigentes der männlichen Thiere. Ein Theil der Fasern der Sacralnerven tritt erst in den Grenzstrang des Sympathicus ein und gelangt von hier aus durch Geflechte hindurch zum Uterus.

Reizungen des Plexus hypogastricus rufen Uterusbewegungen, solche der genannten sympatischen Fasern Contractionen der Kreismuskulatur des Uterus, Erweiterung des Orificiums und Verengerung der Blutgefässe, Reizungen der Sacralnerven dagegen Contractionen der Längsmuskulatur, Verengerung des Orificiums und Erweiterung der Blutgefässe hervor. Die Reizung der centralen Enden der entsprechenden durchschnittenen (3. und 4.) Sacralnerven veranlassen heftige reflectorische Uteruscontractionen; diese bleiben aus, wenn der Plexus hypogastricus durchschnitten ist. Frankenhäuser betrachtet die Sacralnerven als Hemmungsnerven des Uterus.

Ursachen der Uterusbewegungen. a) Der Uterus ist direkt erregbar und zwar durch mechanische, chemische, thermische und electrische Einflüsse, z. B. durch Stösse und Druck von aussen (durch die Bauchwand und durch den Mastdarm), Einführen der Hand, oder sondenartiger Instrumente in den Uterus, resp. zwischen diesen und die Eihäute, Eröffnen der Eihäute, Injection von Flüssigkeiten, Absterben des Fötus, sodass dieser dann als fremder Körper wirkt, plötzlicher Temperaturwechsel, venöses Blut u. dergl. Das Anstechen und Eröffnen der Eihäute wirkt wohl dadurch, dass in Folge dessen die Fruchtwässer abfliessen, wodurch eine Volumverringerung und mechanische Reizung des Uterus zu Stande kommt. Sowohl Erhöhungen als Minderungen der Temperatur, die plötzlich eintreten, erzeugen leicht den Eintritt von Abortus, z. B. Aufnahme gefrornen und bereiften Futters, kaltes Getränk, Blut mit Fiebertemperaturen u. dergl. Auch plötzliche Blutleere (arterielle Anämie) der Uteruswand kann Uteruscontractionen hervorrufen. Viele der genannten Ursachen, z. B. CO_2, hohe Bluttemperaturen, Anämie wirken auf die in der Uteruswand gelegenen automatischen Centra. Bei allen Krankheiten, in deren Verlaufe dispnoisches Blut entsteht, tritt leicht Abortus ein; ebenso ist dies der Fall bei allgemeiner Anämie und bei fieberhaften Krankheiten.

Die Erregbarkeit des Uterus ist während der Schwangerschaft erhöht und nimmt gegen Ende derselben bedeutend zu. Durch hohe Temperaturen und Blutfülle wird dieselbe erhöht, durch langsam einwirkende niedere Temperaturen gemindert. b) Die Uteruscontractionen werden durch Reizungen des Plexus sacralis und hypogastricus oder c) durch solche des Gross- und Kleinhirns, der Medulla oblongata und des Rückenmarks angeregt, d) verschiedene periphere Nerven rufen bei ihrer Reizung Uteruscontractionen hervor, z. B. der N. ischiadicus, die sensiblen Nerven der Brustwarzen des Menschen u. s. w. Die Reizungen des N. ischiadicus haben diesen Effekt nicht mehr, wenn die beiden oben genannten (sympathischen und spinalen) Leitungsbahnen zerstört sind. e) Sauerstoffmangel und Kohlensäureanhäufung im Blute rufen durch Reizung der nervösen Centralorgane (der Uteruscentren im Gehirn und Rückenmark), und, wie erwähnt, durch Reizung der automatischen Wandcentra und der glatten Musculatur (CO_2) des Uterus leicht Contractionen derselben hervor; f) gewisse Gifte und Medicamente bewirken Uteruscontractionen und unter Umständen den Eintritt von Abortus (s. Ellenberger, Lehrbuch der allgemeinen Therapie).

Die Ursachen der Geburt. Bei allen Thieren tritt die Geburt zu einer bestimmten Zeit nach der stattgehabten Befruchtung ein. Die Geburtsbewegungen treten zu dieser Zeit selbst dann ein, wenn eine Abdominalschwangerschaft vorliegt. Zur Erklärung dieses typischen Geburtseintrittes sind alle möglichen Theorien aufgestellt worden; trotzdem giebt es bis heute keine genügende Erklärung für diese Thatsache. Franck stellt folgende Hypothese auf: Die zu bestimmten Zeiten erfolgenden Ausstossungsbewegungen des Uterus fallen mit einer Brunstperiode zusammen. Die Ursache der Geburt ist eine acute Genitalhyperämie, welche mit der Brunsthyperämie identisch oder dieser ganz ähnlich ist und wahrscheinlich auch vom Eierstock aus eingeleitet wird. Diese Hyperämie soll bei dem im hochträchtigen Zustande hochgradig reizbaren Uterus genügen, um die Geburtswehen zu veranlassen. Von anderer Seite sind noch als Ursachen der Geburt angegeben worden: die Vermehrung der CO_2 im Blute der Placenta (in Folge des grossen Overbrauchs des Fötus etc.), die Erschöpfung der Expansionsfähigkeit des Uterus, die Wirkung des zu grossen Fötus als fremder Körper, die Reizung des Uterus durch die lebhafter werdenden Bewegungen des Fötus, der Druck des Fötus auf die Baucheingeweide und das Zwerchfell (die reflectorisch die Uterusbewegungen anregen sollen), die Erweiterung des Orificiums (durch die gegen Ende der Trächtigkeit eintretende lebhafte Transsudation in Folge der erwähnten Hyperämie), die Thätigkeit der Eierstöcke und gewisse Veränderungen in den Placenten und den Eihäuten.

Die meisten Anhänger hat noch die sogenannte Abwelkungs-Theorie gefunden. Nach dieser nahm man an, dass das Junge durch Verfettung der Epithelien vom Uterus gelöst werde. Hiergegen sprechen ausser der Thatsache, dass die Verfettung der Epithelien ununterbrochen während der Schwangerschaft stattfindet, auch die bei Abdominalschwangerschaften zu beobachtenden Geburtswehen. Die Lehre von der reizenden Wirkung der Bewegungen des Fotus scheint eine Stütze in der Thatsache zu finden, dass die Uterusbewegungen thatsächlich bedeutend lebhafter sind, wenn das Junge sich bewegt als bei der Geburt eines bewegungslosen, matten, ohnmächtigen oder todten Fötus. Gegen diese Theorie sprechen aber die Geburtswehen bei Ab-

dominalschwangerschaften und die Beobachtung, dass auch bei dem Vorhandensein von todten Jungen im Uterus, wenn nicht vorher Abortus eingetreten ist, die Geburt typisch, d. h. zu der für die betreffende Thierart bestimmten Zeit eintritt. Litzmann erklärt den Geburtseintritt aus dem Wachsthum der Uterusnerven; diese Schwangerschaftssyperthrophie führt schliesslich zu einer solchen Reizbarkeit oder Reizung der hyperthrophirten Nerven, dass die Uteruscontractionen eintreten müssen.

Nach meiner Ansicht ist der typische Geburtseintritt nur eine Folge der Vererbung. Wie die Kette von vererbten Characteren, welche in einer bestimmten Reihenfolge successive während der individuellen Entwicklung (d. h. der ganze Entwicklungsgang des Fötus) vererbt werden und nacheinander (wenn auch durch Ausfallen einzelner Glieder abgekürzt) auftreten und wie z. B. alle Erscheinungen und Vorgänge der Naturheilung und des Schutzes vor Erkrankung (die Abwehrvorgänge) angeerbt sind, so ist auch bei jedem weiblichen Thiere die Kette der Veränderungen, die der Uterus während der Schwangerschaft durchläuft und die Eigenschaft dieses Organes, zu bestimmten Zeiten nach der Befruchtung die Austreibungscontractionen zu vollziehen, angeerbt. Aus der Vererbungstheorie erklärt es sich auch, dass Thiere derselben Rasse, und namentlich derselben Familie eine gleiche, von der anderer Rassen und Familien verschiedene Trächtigkeitsdauer haben.

Die Mutter nach der Geburt.

Wie sich das Mutterthier während der Schwangerschaft verhält, geht aus dem Kapitel »Entwickelung« und aus dem vorhergehenden Kapitel über die Schwangerschaft hervor. Nach der Geburt treten verschiedene wichtige Veränderungen am Mutterthiere auf. Die auffallendsten Vorgänge laufen an den Geschlechtsorganen und an den Milchdrüsen ab.

Während der Schwangerschaft hatte die **Milchsecretion** allmählich ganz aufgehört; erst einige Tage vor der Geburt beginnt dieselbe wieder und ist nach der Geburt sehr lebhaft. In den ersten 2—3 (event. 4—5) Tagen nach der Geburt wird das sogenannte Colostrum (s S. 454) secernirt; vom 3. (oder 4.—5.) Tage ab wird nur noch reife, gewöhnliche Milch geliefert. Das Nähere über diese Verhältnisse findet man in dem Kapitel: »Milchsecretion« (S. 424—456).

Die während der Schwangerschaft an den Geschlechtsorganen, namentlich am Uterus eingetretenen Veränderungen (S. 520) bilden sich nach der Geburt wieder zurück, **Involutio uteri**.

Vor der Geburt ist der Uterus bedeutend (10—30fach) schwerer als im nicht schwangeren Zustande, er wiegt beim Menschen 1000 *g* (gegen 33—40 *g*), beim Pferde 4000 *g* (gegen 250), bei der Kuh 6000—7000 *g* (gegen 500—600), beim Schafe 500—700 *g* (gegen 60). Diese Gewichtszunahme ist bedingt durch die Zunahme seiner Gewebselemente, durch Wachsthum der Muskulatur, der Gefässe und Nerven, Zunahme des Blutgehaltes u. s. w. Die Muskelfasern sind länger und dicker und zahlreicher als vorher, die Gefässe länger, weiter und dickwandiger und durch Sprossenbildung an Zahl vermehrt. Trotz der ausserordentlichen Massenzunahme der

Muskulatur ist die Uteruswand in Folge der starken Dehnung dünner als vor der Schwangerschaft (4 *mm* : 5—6 *mm* beim Pferde, 2—5 *mm* : 5—7 *mm* beim Rinde), während der Cervix uteri dicker (9 *mm* bei grossen Thieren) ist. Die Uterusbänder sind länger und muskuloser, die Schleimhaut ist dicker, blutreicher, lockerer und bildet die Placenta materna (S 520); sie ist mit geschichtetem, in fettiger Metamorphose begriffenen, wimperlosen anstatt mit Flimmerepithel bedeckt; ihre Drüsen sind länger, geschlängelter und vielästiger (beim Rinde ; zwischen den Drüsen finden sich schlauchartige Einstülpungen (Follikel), in denen die Chorionzotten stecken. Bei den Wiederkäuern finden sich diese Einstülpungen nur an den schwammförmigen, gewaltig vergrösserten Karunkeln (Cotyledonen) (s. S. 541).

Bei der Sau, der Hündin und der Katze verhält sich der Uterus an den Lagerstellen der Foten ähnlich wie bei den anderen Thieren; an den Einschnürungsstellen zwischen den Ampullen ist die Uteruswand sehr dünn, und die sonst lebhaft gerothete Schleimhaut blass; auf letzterer befindet sich hier eine graue, schmierige Masse (das abgestossene und degenerirte Flimmerepithel) Die Uterusschleimhaut besitzt an den der Placenta fötalis entsprechenden Stellen Schläuche (Follikel) für die Placentazotten des Fötus.

Auch in der Vagina hat die Muskelmasse und der Blutgehalt zugenommen; ihre Fläche und Faltungen sind vergrössert.

Nach der Geburt zieht sich der Uterus, wie erwähnt, sofort zusammen. Man kann aber bei grossen Thieren anfangs noch leicht mit Hand und Arm in den Uterus eindringen. Dies ist aber schon nach wenigen Tagen nicht mehr möglich, weil sich der Uterus immer mehr contrahirt hat. Die während der Schwangerschaft neu gebildeten Theile (Muskelfasern, Bindegewebe u. s. w.) verschwinden wieder, indem sie der fettigen Metamorphose verfallen und resorbirt werden; dasselbe geschieht mit den Gefässen; dieselben obliteriren zuerst und dann verfetten sie; das geschichtete Epithel und die Follikel verschwinden, an des ersteren Stelle tritt wieder Flimmerepithel, die Uterindrüsen werden kleiner, weniger gewunden, weniger ästig, die Cotyledonen der Wiederkäuer atrophiren, indem in ihnen lebhafte Verfettungs- und Resorptionsprocesse eintreten. Mit der Rückbildung des Uterus geht die der anderen Theile des Geschlechtsapparates, auch die der Corpora lutea, die etwas langsamer als die des Uterus erfolgt, einher. Bei denjenigen, Thieren, die eine Decidua bilden, und beim Menschen, bei welchem die Schleimhaut des Uterus bis auf die fibrilläre Schicht mit den blinden Drüsenenden als Decidua nach der Geburt abgestossen wird, tritt die Regeneration der Schleimhaut von dem stehengebliebenen Stratum aus ein. Die gesammte Rückbildung und Restitution der Genitalien ist bei den indeciduaten Thieren nach ca. 4 Wochen und bei dem Menschen nach ca. 2 Monaten beendet.

Übrigens kehren die Geschlechtstheile schwanger gewesener Individuen nicht ganz wieder in den jungfräulichen Zustand zurück; der Uterus, die Vagina, Vulva, das Euter und die Euterzitzen bleiben etwas grösser als sie vor der ersten Schwangerschaft waren; die Euterzitzen sind länger, stehen erheblich über die Euteroberfläche hervor und sind nicht mehr von einem Wallgraben umgeben. Bei Thieren, die geboren haben, ist das Hymen zerrissen und nur noch als unbedeutende Falte vorhanden; an den Hörnern der Kühe findet man Ringe u. s. w.

Wie vorn schon erwähnt, enthält der Uterus nach der Geburt eine trübe, schmutzig-graue Flüssigkeit, welche durch die Rückbildungsprocesse an der Uterusschleimhaut noch vermehrt wird. Sie enthält fettig metamorphosirte Epithelzellen, Rundzellen, freie Kerne, Fettkörnchen, Schleim u. s. w. und wird durch den sich contrahirenden Uterus nach aussen geschafft (Lochien).

Der Ausfluss, welcher bei der Stute in Folge einer lebhaften Resorption der Uterusschleimhaut oft fehlt, ist, abgesehen von den Fleischfressern, sehr unbedeutend und dauert hochstens 8 Tage. Bei letzteren besteht ein etwas stärkerer Lochialfluss, der aber auch in circa 10—14 Tagen beendet ist. Die Lochien sind anfangs röthlich gelb, dann weisslich und schliesslich glasig. Nach Beendigung des Lochialflusses schliesst sich der Cervix. Beim Menschen kommen nach der Geburt stets Blutungen vor. Die Decidua zerfällt in einen eiterähnlichen Detritus. Blut und Eiter werden allmählich ausgestossen. Die Lochien sind erheblich und anfangs blutig; allmählich hellen sie sich auf; von der zweiten Woche ab sind sie eiterartig, nicht mehr blutig und verschwinden in der Regel noch vor Ablauf des ersten Monats.

Die Mutterthiere sind nach der Geburt müde und matt und legen sich deshalb meist nieder; zuweilen lassen sie einen leichten Frostschauer erkennen. Sie zeigen in der ersten Zeit eine grosse Empfindlichkeit der Haut und anderer Organe und sind zu Erkältungen und zu Erkrankungen überhaupt geneigt. Es tritt nach der Geburt eine Aenderung in der Blutvertheilung ein, welcher Umstand auch eine Prädisposition zu gewissen Krankheiten abgiebt.

Das Junge nach der Geburt.

Das **intrauterine Leben des Fötus**, resp. das fötale Leben ist bereits in dem Kapitel »Entwicklung« geschildert worden. Nur ganz kurz und übersichtlich sollen deshalb die Functionen des Fötus hier nochmals erwähnt werden, um die Unterschiede des Lebens des geborenen von dem des ungeborenen Thieres klar zu zeigen.

Die Functionen des Fötus im Mutterleibe. In den ersten Tagen der Entwicklung dient zur Ernährung und Bildung der Jungen der Eidotter und die Uterinmilch. Ueber die letztere und deren Bildung s. S. 520. Sobald sich Blutgefässe gebildet haben, vermitteln diese die Ernährung. Zunächst benutzen auch diese neben der Uterinmilch noch Reste des Dotters, die sich noch im Dottersack finden. Nach der Entwicklung der Allantois und der Bildung der Placenta fötalis et materna treten die feinsten Gefässe der Placenta fötalis mit denen der Placenta materna und mit der Uterinmilch in einen Stoffausgleich (Osmose); das fötale Blut giebt einen Theil der Stoffwechselproducte des Fötus an das mütterliche Blut ab, während dies dem fötalen Blute neues Nähr- und Bildungsmaterial liefert. Die Placenten ersetzen sonach beim Fötus den Verdauungsapparat. Vielleicht findet der Ernährungsvorgang in der Art statt, dass das Uterusepithel (das Follikelepithel) das Nahrmaterial aus dem mütterlichen Blute bezieht und die Uterinmilch producirt; diese wird von den Gefässen der Placenta fötalis resorbirt. Trotzdem die Ernährung des Fötus von der Placenta aus vermittelt wird, beginnt dennoch bei demselben der **Verdauungsapparat** bereits zu functioniren, offenbar zu dem Zwecke, damit er befähigt werde, sofort nach der Geburt

die Verdauung und Aufsaugung zu übernehmen. Der Fötus ist von einer Flüssigkeit, der **Amniosflüssigkeit**, umgeben. Diese ist als ein Bluttranssudat aufzufassen, sie wird von den Haut- und Amniosgefässen sehr lebhaft secernirt resp. filtrirt; in den späten Fotalperioden wird die Absonderung geringer, sodass sie kurz vor der Geburt fast ganz aufhört. Die Menge der Flüssigkeit beträgt gegen Mitte der Trächtigkeit beim Pferde ca. 5, beim Rinde 4 *kg*, bei Schaf und Ziege 150—400 *g*; gegen Ende der Trächtigkeit ist sie beim Pferde auf 3 *l* gesunken. An morphologischen Bestandtheilen findet man in ihr Epithel- und Epidermiszellen, Leucocyten, Fettkörnchen, freie Kerne und Haare. Sie besteht aus 975 bis 991 pro Mille Wasser und 9 bis 25 pro Mille festen Bestandtheilen. Die letzteren bestehen aus Eiweissstoffen (z. B. Serumalbumin (ca. 1—2,5 pro Mille), Salzen (ca. 6 pro Mille), Extractstoffen (ca. 8 pro Mille). Man findet Zucker (nicht beim Menschen), Allantoin (in Spuren), Harnstoff, Kreatinin, Mucin u. s. w. Unter den Salzen wiegen die Chloride vor. Die Allantoisflüssigkeit von Hund und Schwein enthält kein, die des Rindes sehr viel, die des Pferdes wenig Mucin. Die Flüssigkeit reagirt alkalisch, hat ein specifisches Gewicht von 1,002—1,0028, ist leicht gelblich bis bräunlich gefärbt und erscheint meist trübe. Zuweilen enthält sie Bestandtheile des Meconium und auch eigenthümliche Gebilde, Hippomanes (s. vorn).

Der Fötus verschluckt während seines Aufenthaltes im Mutterleibe erhebliche Mengen der Amniosflüssigkeit. Dadurch gewöhnt sich der **Verdauungsapparat** an seine späteren Functionen, an die Aufnahme, Beforderung, Verarbeitung und Aufsaugung von Stoffen, die von der Aussenwelt stammen. Die Verdauungsdrüsen treten bereits beim Fötus in Thätigkeit, die Leber secernirt Galle und befördert sie in den Darm, die übrigen Drüsen bilden schon Fermente, das Darmepithel producirt Schleim, degenerirt z. Th. und wird dann regenerirt. Die secernirten Verdauungssecrete, namentlich die Galle, der Darmschleim und die abgestossenen Darmepithelien, bilden im Verein mit dem Fruchtwasser einen kothartigen Darminhalt, das **Meconium**. Im Dünndarm ist der Inhalt dünnflüssig, schleimig, gelblich, während sich im Dickdarm eine grünlich-gelbe, zähe, schmierige, ihn strotzend anfüllende Masse findet. Im Meconium sind ausser den genannten Bestandtheilen (Gallensäuren, Gallenfarbstoffen, Epithelien u. s. w.) auch Haare und Epidermisschuppen, Dinge, die sich im Schafwasser befanden, enthalten. Der Unterschied im Wassergehaltes des Dünn- und Dickdarminhaltes beweist, dass bereits **Resorptionsvorgänge** im Darmkanale ablaufen. Sie dürften für die Ernährung nur eine sehr geringe Bedeutung haben; dazu ist das Amnioswasser zu arm an Eiweiss. Kothabsatz scheint nur ausnahmsweise schon intrauterin einzutreten

Dass auch im übrigen Körper Resorptionsvorgänge stattfinden und dass das Lymphgefässsystem in Thätigkeit getreten ist, erscheint zweifellos.

Die **Athmung** durch die Lungen findet während der Fotalperiode nicht statt. Der zum Leben des Fötus nothwendige Gasaustausch, die Aufnahme von O und die Abgabe von CO_2, läuft in der Placenta ab. Diese vertritt also nicht allein die Ernährungsorgane, den Verdauungsapparat, sondern auch die Athmungswerkzeuge. In der Placenta treten das mütterliche und fötale Blut in lebhafte Gasdiffusion, das erstere giebt O an das letztere ab, während aus dem fötalen Blute CO_2 in das mütterliche Blut hinübertritt. Dass die O-Aufnahme des Fötus thatsächlich in der Placenta stattfindet und dass es die Nabelvene ist, welche den O dem Fötus zuführt, geht daraus hervor, dass der Fötus nach Unterbindung des Nabelstranges an Erstickung in ca. 10 Minuten stirbt.

Die Sauerstoffaufnahme ist beim Fötus relativ geringer als beim geborenen Thiere; das Blut des Fötus vermag überhaupt nicht so viel O aufzunehmen als das

Erwachsener, weil es weniger und grössere rothe Blutkörperchen und weniger Hämoglobin enthält. Der Fötus braucht aber auch weniger O und zwar deshalb, weil er seine Innenwärme z. Th. von der Mutter erhält und weil der Verbrauch an freier Kraft bei ihm bedeutend geringer ist wie beim geborenen Thiere. Er verhält sich ungefähr wie ein ruhendes, schlafendes Thier oder wie ein Winterschläfer; seine animalen Functionen liegen noch sehr darnieder. In Folge dieser Thatsachen ist es nicht nothwendig, dass in ihm die Oxydationsvorgänge so lebhaft ablaufen wie beim Erwachsenen.

Der Blut- und Säftekreislauf beginnt schon in den ersten Wochen der Entwicklung. Vorn (S. 554) ist sowohl der embryonale als auch der fötale Kreislauf eingehend geschildert worden. Die beiden wesentlichsten Unterschiede des fötalen Kreislaufs bestehen darin, dass der Lungenkreislauf ganz unbedeutend ist und nur eine minimale Menge Blut führt und dass dem grossen Kreislauf noch der Placentarkreislauf als Anhängsel eingeschaltet ist. Die Reduction des Lungenkreislaufs wird dadurch ermöglicht, dass sowohl die beiden Vorkammern als der Stamm der Lungenarterie und die Aorta mit einander communiciren und dass aus der rechten Vorkammer und aus der Lungenarterie der grösste Theil des Blutes in die linke Vorkammer resp. in die Aorta hinüberströmt.

Das Blut der Vena cava adscendens fliesst durch das Foramen ovale aus der rechten Vorkammer in das linke Atrium, in welches durch die Lungenvenen nur sehr wenig Blut gelangt, hinüber; das Blut der Vena cava descendens gelangt zwar durch die rechte Vorkammer in die rechte Kammer und die Lungenarterie, dann aber grösstentheils durch den Ductus Botalli in die Aorta.

Der Placentarkreislauf beginnt mit den aus den Beckenarterien entspringenden Nabelarterien; diese lösen sich in der Placenta in Kapillaren auf, woselbst das Blut Nährmaterial und Sauerstoff von der Mutter erhält. Die Nabelvene führt das dadurch aufgefrischte Blut direkt oder auf dem Umwege durch den Pfortaderkreislauf der Leber zur Vena cava adscendens. Diese führt also gemischtes (arterielles und venöses) Blut. Der Placentarkreislauf ist sehr ausgedehnt. Das Eintreten erheblicher Störungen in demselben wird einmal dadurch gehindert, dass der Blutdruck in der Aorta sehr hoch, höher als post partum ist und sodann dadurch, dass die Nabelarterien ausserordentlich dicke, muskulöse, aus circulär angeordneten Muskelfasern bestehende, der elastischen Schicht der Intima entbehrende Wände besitzen, sodass sie gewissermassen als Nebenherzen wirken. Trotz dieser beiden Vorrichtungen ist dennoch der Blutdruck im Placentarkreislauf ein geringer und die Blutströmung eine sehr langsame.

Ueber den Ablauf der **Se- und Excretionen** beim Fötus ist wenig bekannt. Zweifellos steht aber fest, dass die Nieren beim Fötus bereits functioniren. Sie bilden den Urin, welcher durch die am Scheitel noch offene Harnblase und durch den Urachus in die Allantoishöhle geleitet wird und dort die Allantoisflüssigkeit darstellt. Eigenthümlich ist es, dass bei den Föten Albuminurie besteht; dieselbe verschwindet wenige Tage post partum. Die Allantoisflüssigkeit ist dem Harn der Geborenen ähnlich zusammengesetzt, sie reagirt schwach sauer, sie enthält harnsaures Ammoniak, harnsaures Natrium, Harnstoff, Allantoin, Traubenzucker, Eiweiss (dies bestreitet Grünhagen) und Salze, darunter viel Magnesium- und Kaliumsalze etc. Ihre Menge schwankt beim Pferde und Rinde von $^1/_2$ bis 9 *kg*; bei Schafen von 50—450 *g*. — Die **Stoffwechselvorgänge** der Föten gleichen denen der Erwachsenen; selbstverständlich herrschen aber beim Fötus die Bildungs- und Assimilationsvorgänge gegenüber den Zersetzungsprocessen vor. Die Oxydationsprocesse sind unbedeutend im Verhältniss zu denen des geborenen Thieres; sie fehlen aber nicht. Die Bildungsvorgänge sind ausserordentlich lebhaft; alle Zellen wachsen und vermehren sich und

liefern fortwährend neue Producte; die Gewebe wachsen, neue Gewebe entstehen u. s. w. In den Geweben der Foten findet man auffallend viel Glycogen; dies dürfte also bei der Gewebsbildung eine grosse Rolle spielen (1. Theil S. 548). Besonders reich an Glycogen ist die Placenta; diese scheint beim Fotus in ähnlicher Weise Glycogenbildner und -behälter zu sein, wie die Leber beim erwachsenen Thiere. Von der Mitte der Trächtigkeit ab fungirt auch die Leber als Glycogenniederlage resp. -vorrathskammer.

Das **animale Leben** des Fötus tritt dem vegetativen Leben gegenüber sehr zurück. Die beim Fotus stattfindenden Bewegungsvorgänge (Bewegungen der Extremitaten und des Rumpfs, Schluckbewegungen, Peristaltik u. dergl.) sind im Verhältniss zu denen des geborenen Thieres unbedeutend. Auch die Thätigkeit der Sinnesorgane und des centralen Nervensystems kann nicht bedeutend sein. Das Nervensystem scheint auf die plastischen Vorgänge ganz ohne Einfluss zu sein.

Das extrauterine Leben der Jungen. Das neugeborene Junge ist an der ganzen Körperoberfläche nass und mit einer schmierigen, schlüpfrigen, käseartigen, aus Producten der Haut und Amnioswasser bestehende Masse (Vernix caseosa) überzogen. Die Masse wird sogleich nach der Geburt von der Mutter eifrig abgeleckt und das Junge getrocknet.

Dadurch wird der Wärmeverlust des Jungen, der in Folge der sonst eintretenden Verdunstung des flüssigen Ueberzugs sehr bedeutend sein würde, gemindert; auch wird durch die in Folge des Leckens stattfindende Hautreizung des Jungen die Athmung desselben angeregt und vertieft.

Schon während des Ableckens oder kurz nachher machen die Jungen (mit Ausnahme der Fleischfresser) Versuche zum Aufstehen; sehr bald (also in den ersten Stunden und beim Schweine unmittelbar nach der Geburt) vermögen die Jungen thatsächlich zu stehen und zu gehen: sie bewegen sich, wenn auch ungeschickt, zu dem Euter hin und machen Saugversuche, die auch bald gelingen. Das Auffinden des Euters geschieht vermittelst des Geruchssinnes; nach dem Durchschneiden der Riechkolben vermögen die Jungen das Euter nicht mehr zu finden. Die jungen Hunde und Katzen sind wegen der geschlossenen Augenlider in den ersten 8—14 Tagen blind und in Folge dessen unbeholfen und ungeschickt.

Athmung mit der Lunge. Der erste Athemzug erfolgt in Folge der Kohlensäureanhaufung und des Sauerstoffmangels im fotalen Blute und in Folge der Reizung, welche die Luft auf die Haut des Jungen ausübt (S. 642). Diese Momente bedingen die Erregung des Athmungscentrums. Mit dem ersten Athemzuge tritt auch die Selbststeuerung der Athmung ein (S. 652). Die Zahl der Athemzuge ist grösser als beim Erwachsenen (vergl. S. 617); dabei wird weniger CO_2 ausgegeben als O aufgenommen. Haufig lassen die Jungen gleich nach der Geburt ihre Stimme ertonen (S. 666).

Der Kreislauf. Die während und nach der Geburt eintretende wesentlichste Veranderung der Kreislaufsverhaltnisse des Jungen besteht darin, dass der Placentarkreislauf in Wegfall kommt und dass der Lungenkreislauf an dessen Stelle tritt. Der Pfortaderkreislauf erreicht jetzt erst seine volle Ausbildung.

Sobald das Junge athmet, sobald also die vorher luftleere, auf einen kleinen Raum zusammengedrängte Lunge sich erweitert, wird das Blut aus der Lungenarterie und der rechten Kammer mit grosser Kraft eingesaugt; die rechte Herzkammer wirkt in Folge dessen weiterhin saugend auf den Inhalt der rechten Vorkammer und auf den der in dieselben einmündenden Hohlvenen. Damit werden das Foramen ovale des Herzens und der Ductus Botalli überflüssig.

Durch beide fliesst deshalb kein Blut mehr, weil jede Flüssigkeit nach dem Orte des geringsten Widerstandes fliesst. Der Weg des geringsten Widerstandes ist für das in die rechte Vorkammer eintretende Blut der Weg durch die rechte Kammer und die Lungenarterien in die Lungen. Der Verschluss des Foramen ovale kommt dadurch zu Stande, dass in Folge der geschilderten Verhältnisse die Lungenvenen nunmehr viel Blut in die linke Vorkammer ergiessen, sodass hier der Blutdruck steigt. Dadurch wird die Klappe des ovalen Lochs an das Septum atriorum angelegt und das Loch geschlossen. Allmählich, in ca 3—4 Wochen, tritt eine Verwachsung der Klappe mit dem Septum und damit der definitive Verschluss des Foramen ovale ein. — Der Ductus Botalli fallt zusammen und obliterirt; seine gefaltete Intima schliesst das Lumen ab, die Muskelelemente degeneriren und werden resorbirt, das Lumen verwachst; aus einem weiten Gefasse wird ein derber fibroser Strang. Diese ganze Umwandlung erfolgt im ersten Lebensjahre; oft tritt der Verschluss des Lumens schon in 4—6 Wochen ein.

Da der Placentarkreislauf ausfällt, so werden die Nabelarterien, die Nabelvene und der Ductus Arantii überflüssig.

Die Nabelarterien, in denen man während und kurz nach der Geburt noch deutlich den Puls fühlt, schnüren sich nach der Geburt zusammen; der Puls wird unfühlbar, die Gefässe obliteriren und werden zu fibrosen Strängen, den runden Bändern der Harnblase. Die Nabelvene wird durch die Baucheingeweide zusammengedrückt, sie obliterirt und verwächst ebenfalls und wird zum Ligamentum teres der Leber. Die beiden Processe sind in 4 Wochen beendet. Der Ductus Arantii verödet und schliesst sich ebenfalls in einigen (5—6) Wochen.

Der Blutdruck in der Aorta sinkt, weil in dieselbe kein Blut mehr durch den Ductus Botalli einströmt; er steigt dagegen in den Beckenund Schenkelgefässen wegen des Wegfalls des Placentarkreislaufs. Nach Zuntz und Cohnstein soll der Blutdruck beim Neugebornen vor der Durchtrennung der Nabelschnur, also während der ersten Athemzüge steigen. Das Herz des jungen Thieres ist relativ schwerer als das der erwachsenen; seine Frequenz ist bedeutender als später (s. S. 239).

Die Innentemperatur des Neugeborenen (cf. Theil II, S. 84) ist unmittelbar nach der Geburt etwas höher als die der Mutter, weil direkt nach der Geburt in Folge einer erhöhten Wärmeproduction und einer verminderten Wärmeabgabe, welch' letzterer Umstand seine Ursache in der Einwirkung der kalten Luft auf die Haut des Jungen findet, eine geringe Temperatursteigerung beim Jungen eintritt. Nach wenigen, (4—6) Stunden ist die Temperatur normal. Die Neugeborenen (namentlich Fleischfresser und Nager) vermögen die Innentemperatur aber noch nicht genügend zu reguliren; sie gleichen den poikilothermen Thieren; schroffer Wechsel der Aussentemperatur ist für sie sehr

schädlich. Bei einer Aussentemperatur von 10—15° C. sterben z. B. junge Fleischfresser, wenn sie nicht durch die Mutter oder in anderer Weise gewärmt werden; sie erfrieren.

Der **Stoffwechsel** ist natürlich höher als beim Erwachsenen. Die Oxydationsprocesse steigen unmittelbar nach der Geburt bedeutend an; diese Steigerung nimmt auch noch in der ersten Zeit des extrauterinen Lebens zu; sie sind stets höher als beim Erwachsenen, schon wegen der grösseren Körperoberfläche (s. Wärmelehre). Dass die Bildungsprocesse bedeutender sind als beim Erwachsenen ist selbstverständlich.

Die Verdauung. Die Neugeborenen setzen kurze Zeit nach der Geburt das sogenannte Meconium (s. S. 578) ab; dadurch und durch die im Körper ablaufenden Zersetzungen sinkt das Körpergewicht etwas (um $^1/_{15}$—$^1/_{17}$ beim Menschen). Diese Gewichtsabnahme nach der Geburt soll bei Hunden und Katzen fehlen. Die Ursachen der ersten Kothentleerung sind unbekannt; vielleicht sind sie in dem Druck, welchen das bei der Athmung in Action tretende Zwerchfell auf die Baucheingeweide ausübt, und in dem vermehrten Blutreichthum des Darmes (der durch die Einwirkung der kalten Luft auf die Haut und der dadurch bewirkten Rückströmung des Blutes nach innen bedingt ist) und in der erhöhten Innentemperatur des Neugeborenen zu suchen. Ausserdem ist es das aufgenommene Colostrum, welches erregend auf die Peristaltik einwirkt und die weitere Entleerung des Meconium veranlasst. Da die Verdauungsorgane schon während des fötalen Lebens in Function waren (s. S. 578) und da die fötalen Verdauungsdrüsen schon Fermente produciren, wie uns eigene Untersuchungen über den Fermentgehalt der Verdauungsdrüsen der Neugeborenen und Föten lehrten, so ist es erklärlich, dass dieselben sofort nach der Geburt im Stande sind, aufgenommene Nahrungsmittel zu verdauen und die Resorption zu vermitteln, vorausgesetzt, dass die Nahrungsmittel in die Gruppe der leicht verdaulichen gehören.

Die naturgemässe Nahrung für das Junge ist die Muttermilch. Erst ganz allmählich gewöhnen sich die Verdauungsorgane daran, auch schwerer verdauliche Stoffe zu verarbeiten und resorptionsfahig zu machen; längere Zeit bleibt aber eine gewisse Schwäche der Verdauungsorgane bestehen, sodass leicht Erkankungen an Diarrhöe, Verstopfung u. dergl. eintreten.

Die Saugezeit, d. h. die anfangs ausschliessliche und dann wesentliche Ernährung mit Muttermilch, beträgt 7—8 Monate für Füllen und Kälber, 3—4 Monate für Ferkel und Lämmer und 4—6 Wochen für Hunde. Die öconomischen Verhältnisse bedingen es aber, dass die Säugezeit auf die Hälfte reducirt wird.

Bei den Wiederkäuern führt die Aufnahme von Rauhfutter zu einer hervorragenden Ausbildung des ersten Magens, während der vierte Magen, der beim Neugeborenen der grösste der 4 Mägen ist, im Wachsthum zurückbleibt.

Die **Harnabsonderung** erfolgt bei den Neugeborenen anfangs nur spärlich, später dagegen relativ reichlicher als beim Erwachsenen. Die Harnblase hat sich (in Folge der Nabelstrangzerreissung) vom Urachus abgeschnürt; der letztere löst sich nun von dem Nabelringe

ab, degenerirt fettig und wird resorbirt. An der Ausmündungsstelle der Blase in den Urachus bleibt eine wenig merkliche Narbe zurück.

Die erste Harnentleerung erfolgt, ebenso wie die erste Kothentleerung, meist kurze Zeit nach der Geburt.

Das **Lymphgefässsystem** ist bei den Jungen hervorragend entwickelt, die Milz ist relativ grösser als beim Erwachsenen; die dem letzteren ganz fehlende Thymusdrüse besitzt einen beträchtlichen Umfang. Sie bildet sich, nachdem die Hauptwachsthumsperiode des Jungen vorüber ist allmählich bis zum Verschwinden zurück; auch andere lymphoide Organe (Follikel u. dergl.) werden kleiner oder verschwinden ganz oder bleiben nur im Wachsthum zurück.

Das Knochenmark der jungen Thiere ist roth und ist lebhaft an der Blutbildung betheiligt. Auf die Verhältnisse des Knochensystems, die Verknöcherung der Epiphysenfugenknorpel, der Fontanellen u. s. w. kann an dieser Stelle nicht eingegangen werden. Die Schilderung dieser hochwichtigen Verhältnisse muss Specialabhandlungen resp. der Lehre von der Thierzucht und der Diätetik vorbehalten bleiben.

Die **Geschlechtsdrüsen**, namentlich die Eierstöcke, sind ebenso wie z. B. die Schilddrüse und die Nebennieren beim Neugeborenen verhältnissmässig gross; sie wachsen deshalb langsamer als andere Theile des Thierkörpers. Ueber den Descensus testiculorum s. S. 515 und über die Ausbildung der Geschlechtsdrüsen und den Eintritt der Reife s. S. 273.

Epidermoidalgebilde. Die Hausthiere kommen behaart zur Welt (mit Ausnahme der Nager). Die Haare der Neugeborenen sind fein und weich, stehen locker und sind in der Regel dunkler gefärbt als später. Die Haare fallen allmählich (in 3—4 Monaten beim Fohlen, in 4 bis 6 Monaten beim Kalbe) aus und werden durch kürzere, straffere Haare von meist hellerer Farbe ersetzt.

An den Sohlen der Hufe und Klauen der Neugebornen befinden sich weiche, hornige, schwielenähnliche Ballen, die vielleicht zum Schutze des Uterus gegen Verletzungen durch die Hufe und Klauen dienen. Nach der Geburt trocknet in wenigen Tagen diese weiche Hornmasse ein und fällt in Schollen ab.

Zähne. Die Fleischfresser kommen zahnlos zur Welt; die übrigen neugeborenen Thiere sind mit einigen Milchzähnen ausgerüstet; die Fohlen besitzen in der Regel 4 Schneidezähne und 12 Backzähne, die Kälber 4—8 Schneidezähne und die 3 vordersten Backzähne, die Schafe 2 Schneidezähne und 4 Backzähne, die Schweine 8 Schneidezähne, die Milchhaken- und Milchbackenzähne. Bei allen Thierarten kommen Ausnahmen von dem Angeführten vor, sodass eine Anzahl der gewöhnlich bei der Geburt vorhandenen Milchzähne erst kurze Zeit nach der Geburt durchbricht. In Bezug auf den Ausbruch der bleibenden Zähne und den Zahnwechsel verweisen wir auf die Lehrbücher über die Beurtheilungslehre der Hausthiere und über die Thierzucht.

Muskel- und Nervensystem. Mit der Geburt, d. h. mit der Athmung, tritt eine grössere Lebhaftigkeit im sogenannten animalen Leben auf; die Thätigkeit im centralen Nervensystem wird gesteigert, alle Bewegungen werden lebhafter, die Erregbarkeit der Nerven und Muskeln, die bei den Föten sehr gering ist, nimmt zu, die Seelenthätigkeiten und die Sinnesorgane mit ihren Functionen entwickeln sich u. s. w.

Bei den geborenen Thieren treten uns ausser dem Erwähnten vor Allem die Erscheinungen der Gewöhnung und des Wachsthums entgegen. Die **Gewöhnung** ist die Folge der Anpassungsfähigkeit der Organismen (s. unten). Alle Organe des Jungen gewöhnen sich allmählich an die neuen Verhältnisse; die Organfunctionen setzen sich ihnen gegenüber und unter einander bald ins Gleichgewicht. Das Thier lernt seine Innentemperatur, die anfangs leicht auf- und abschwankt, reguliren, schwere Speisen, die anfangs Indigestionen und Diarrhöen verursachen, verdauen u. s. w. Ueber diese Verhältnisse habe ich mich in meinem Lehrbuche über allgemeine Therapie des Näheren ausgesprochen.

Wachsthum der Jungen. Bei den jungen Thieren findet bis zu einem gewissen Alter eine Vermehrung und Volumzunahme der Zellen und der Producte derselben statt; diese Vorgänge stellen das Wachsthum dar. Die Volumzunahme, d. h. das Wachsthum einer Zelle, ist sehr eng begrenzt; die Wachsthumsgrenze der Zelle ist also bald erreicht; die Folge davon ist dann die Zellvermehrung. Aber auch in dieser Richtung giebt es eine Grenze; die Ursache dieser Beschränkung ist uns unbekannt. Das Wachsthum ist natürlich wesentlich abhangig von der Ernährung, vom Stoffwechsel und von der Thätigkeit resp. Schonung. Das Wachsthum erfolgt in der ersten Zeit sehr rapid. Kälber wachsen in den ersten 3—4 Monaten taglich 750 *g* bis 1500 *g* (im Mittel 1000 *g*) bei Milchnahrung; Ferkel mit einem Anfangsgewicht von 750—1500 *g* nehmen in den ersten Monaten monatlich 5—6 *kg* (in den ersten 5 Wochen taglich 0,16—0,3 *kg*) zu u. s. w. Die weiblichen Individuen haben zunächst ein geringeres Gewicht als die männlichen; sie wachsen aber anfangs rascher als diese und werden dann schwerer; später tritt wieder das umgekehrte Verhältniss ein. Das geringere Anfangsgewicht der weiblichen Individuen erklärt man damit, dass die Schwangerschaftsdauer der weiblichen Foten beim Menschen und vielen Thieren (z. B. Pferden) etwas kürzer ist als bei den männlichen Föten. Beim Meerschweinchen, bei welchem die Schwangerschaftsdauer unabhängig vom Geschlecht ist, ist das Anfangsgewicht der Weibchen höher als das der Männchen. Es scheint also das weibliche Ei eine grössere constitutionelle Kraft zu besitzen; der weibliche Fötus wächst rascher, ebenso ist dies mit den geborenen Thieren zunächst der Fall, die weiblichen Thiere sterben seltener als die männlichen, sie erreichen ein höheres Alter u. s. w.

Das Wachsthum kann als beendet gelten, wenn die Apophysen der

Röhrenknochen mit dem Mittelstück verwachsen und die Fontanellen verknöchert sind und wenn der Zahnwechsel beendet ist.

Genauere Zahlen über das Wachsthum sollen hier nicht gegeben werden; man findet dieselben in den Lehrbüchern über Thierzucht. Die Dauer des Wachsthums soll einen Anhaltepunkt für die Beurtheilung der **Lebensdauer** der Thierarten geben; diese soll das 6fache der Wachsthumszeit betragen. Man schätzt die Lebensdauer beim Pferde auf 30 bis 40 Jahre (nur ausnahmsweise erreichen dieselben ein Alter von 50 bis 60 Jahren), beim Rinde auf 20—30, selbst 40, bei Schaf und Ziege auf 15—25, beim Schwein und Hund auf 20 Jahre und darüber, bei Katzen auf 15 Jahre.

Als Maximum der Lebensdauer werden angegeben beim Falken 162, beim Geier 110—118, beim Raben 110—118, beim Menschen 104—110, beim Pferde 50, beim Bär 50, beim Löwen 35, beim Wildschwein 25, beim Schaf 15, beim Fuchs 14, beim Hasen 10, bei Eichhorn und Maus 6 Jahre.

Im Leben der Thiere unterscheidet man einzelne **Lebensabschnitte** (Altersperioden). 1. Das jugendliche oder Entwicklungsalter dauert bis zum Abschlusse des Wachsthums und des Zahnwechsels. Gegen Ende dieser Periode tritt die volle Ausbildung der Geschlechtsorgane, die Geschlechtsreife, ein (s. S. 273). Diese Periode ist bei den Fleischfressern mit 6—9 Monaten, beim Schweine mit $1^1/_2$—2 Jahren, bei den Wiederkäuern und Einhufern mit 4—5 Jahren beendet. 2. Das mittlere Lebensalter, das Alter der vollendeten Entwicklung, (Mannesalter des Menschen). Das Wachsthum ist beendet oder nur im Anfange der Periode noch geringgradig wahrnehmbar. Alle Organe haben den höchsten Grad der Vollkommenheit erreicht; die Fortpflanzungsfähigkeit ist voll entwickelt; der Unterschied der Geschlechter tritt stark hervor; die secundären Sexualcharactere haben sich voll ausgebildet; die Lebensenergie und die Widerstandskraft gegen die Angriffe der Aussenwelt ist am grössten u. s. w.

Bei den Castraten ist die Ausbildung der Geschlechtsorgane und der secundären Sexualcharactere nur unvollkommen erfolgt. Bei ihnen sind die Vorgänge, welche die Pubertät begleiten, das Brechen der Stimme u. s w., nicht eingetreten. Dies gilt natürlich nur für Thiere, die frühzeitig castrirt wurden. Bei Thieren, an denen die Castration erst im mittleren Lebensalter vorgenommen wird, sind die Geschlechtsunterschiede natürlich scharf ausgeprägt, sie ändern sich nur im Temperament u. dgl.

3. Das vorgerückte, höhere Lebensalter (Greisenalter des Menschen.) In diesem Alter nimmt die Energie der Lebensäusserungen ab; dies dürfte auf eine allerdings meist nicht nachweisbare, molekuläre Veränderung in den Organen zurückzuführen sein. Gewisse materielle Veränderungen sind thatsächlich nachweisbar: die Zahnhöhlen der Kiefer schwinden, in Folge dessen fallen die Zähne aus, die Knochen werden spröder und brechen leichter, die elastischen Gebilde verlieren an Dehnbarkeit und Elasticität, die knorpelartigen Gebilde verkalken und zeigen Einlagerung von Fettkörnchen, die Wände vieler Aterien verkalken, andere Gebilde verfetten; es besteht die Neigung, Verlorengegangenes durch Amorphes zu ersetzen. In functioneller Richtung

beobachtet man Folgendes: Die Erregbarkeit und das Wirkungsvermögen aller Organe nehmen ab, die vitale Athmungscapacität sinkt und die Bewegungen werden träger, der Gang wird steif und verliert seine Elasticität, das Körpergewicht sinkt meist etwas, das Herz arbeitet weniger ausgiebig als vorher, das Zeugungsvermögen erlischt, bleibt aber bei männlichen Individuen länger erhalten als bei weiblichen. Die Leistungen, das Wirkungsvermögen und die Erregbarkeit der Muskulatur und des Nervensystems nehmen am raschesten ab, alle muskulären Organe, Herz, Darm, Magen, Blase u. s. w. lassen Schwäche-Erscheinungen im Alter erkennen; bei milchenden Thieren erlischt die Milchsecretion, auch die Verdauungsdrusen und andere drüsige Organe lassen in der Leistungsfähigkeit nach; ebenso ist dies mit den Sinnesorganen der Fall.

Das Greisenalter führt schliesslich zum **Tode**, zum Erlöschen aller Functionen. Die eigentliche Ursache des Todes ist unbekannt. Der Marasmus senilis des Menschen besteht aus einer Reihe pathologischer Erscheinungen, die weder einen regelmässigen Verlauf haben, noch regelmässig eintreten. In der Regel erfolgt der Tod durch Zufälligkeiten. Seine nächsten Ursachen findet er durch Einstellen der Function des Herzens oder des Gehirns (besonders der Medulla oblongata). Der Mangel an Raum verbietet es, näher auf diese Verhältnisse, die in der allgemeinen Pathologie und pathologischen Anatomie näher geschildert werden müssen, einzugehen. Dort werden auch die Veränderungen abgehandelt, welchen das Cadaver verfällt.

Wie wir hier einen Cyclus im ganzen Lebensgange unterscheiden konnten, so spricht man auch von einem Tages- und von einem Jahrescyclus des Lebens. Der Cyclus des Tages giebt sich zu erkennen durch die Abwechselung zwischen Wachen und Schlafen, Aenderung der Innentemperatur, der Zahl der Pulse und Athemzüge nach den Tageszeiten und dergleichen. In den Cyclus des Jahres fällt zum Beispiel das Auftreten und Verschwinden der Brunst, die Steigerung des Stoffwechsels im Winter und das Fallen desselben im Sommer und andere Erscheinungen, die mit den Jahreszeiten eintreten oder verschwinden.

Die Vererbung, Anpassung und Geschlechtsbildung.

Von Ellenberger.

Vererbung. Eine Folge der Fortpflanzung ist die Vererbung. Diese führt dahin, dass das erzeugte Individuum die wesentlichsten Formen und Eigenschaften des oder der Erzeuger besitzt, dass es derselben Thierart wie diese angehört und mit ihnen eine Familie bildet. Man kann nach Hensen eine Typus- und eine individuelle Vererbung

unterscheiden. Die erstere äussert sich darin, dass die Nachkommen die allgemeinen Merkmale derjenigen Species (desjenigen Genus und desjenigen Typus) an sich tragen, welcher die Vorfahren angehören. Durch die individuelle Vererbung werden von den Erzeugern besondere Eigenthümlichkeiten, die nicht zu den Gattungsmerkmalen gehören, auf die Nachkommen übertragen. Die Typusvererbung, neben welcher die individuelle Vererbung einhergeht, findet stets in derselben Art und Weise statt, sie zeigt keine Verschiedenheiten; sie erfolgt lediglich nach den Entwicklungsgesetzen des Typus. Es ist gar nicht einzusehen, wie sie irgendwie anders erfolgen könnte, als es geschieht; die weitere Betrachtung über dieselbe fällt in das Gebiet der Embryologie.

Ganz anders verhält es sich mit der individuellen Vererbung; sie zeigt erhebliche Verschiedenheiten und verläuft nicht stets in derselben Weise, sondern »das eine Mal so, das andere Mal anders«. Sie haben wir hier zu besprechen. Sie ist nach Hensen als eine Folge der Combination von Eigenthümlichkeiten aufzufassen, die dem Ei und dem Sperma mehr äusserlich und accessorisch anhaften.

Die Thatsache der Vererbung kann man sich nach Darwin's Lehre von der Pangenesis in folgender Weise erklären: Von allen Zellen des Thierkörpers werden während aller ihrer Entwickelungszustände fortwährend Keimchen abgegeben, die, wenn sie entsprechende Nahrung erhalten, sich durch Theilung vervielfältigen und sich entwickeln, die aber unter anderen Umständen auch Generationen hindurch schlummern können, bis günstige Bedingungen sie wieder thätig machen und ihre Entwickelung herbeiführen. Es gehen fortwährend Quoten der Keimchen aller Zellen eines Individuums in die Sexualelemente über. Die letzteren setzen sich also aus kleinsten Theilchen zusammen, die aus allen Theilen des Körpers und aus allen Entwicklungsstufen derselben stammen und deren Tendenzen und Eigenschaften an sich tragen. Aus ihnen können sich sonach nur Individuen entwickeln, welche die Eigenthümlichkeiten desjenigen Individuums besitzen, von dem sie abstammen. In den Ei- und Samenzellen ist die Vererbung nur eine virtuelle, sie ist nur in potentia vorhanden, nicht in actu. Sobald die Befruchtung, die Vereinigung von Ei- und Samenzelle, eingetreten ist, ist die virtuelle Vererbung beendet; das Spermatozoon ist vom Mutterboden abgelöst und trägt alle vom Männchen empfangenen Keimkörnchen mit deren Tendenzen in das Ei hinein; neue Keimkörnchen kann es nicht mehr empfangen. Ebenso verhält sich das Ei; auch dieses ist, sobald es die Befruchtung eingeht, von der Mutter isolirt und trägt alle Keimchen bereits in sich und kann keine neuen mehr aufnehmen. Daraus ergiebt sich, dass die virtuelle Vererbung mit der Befruchtung thatsächlich beendet ist; dies gilt nicht nur für die Typus-, sondern auch für die individuelle Vererbung. Auf die Thatsachen, welche diese Hypothese begründen, kann hier wegen Mangel an Raum nicht eingegangen werden.

Durch die intra- und extrauterine (embryonale und postembryonale) Entwicklung wird die virtuelle Vererbung zur reellen (actuellen). Die Einflüsse, welche das Lebewesen während dieser Zeit treffen, können nur in Combination mit den vererbten Eigenthümlichkeiten wirksam werden. Sie verleihen dem Jungen die individuellen Eigenthümlichkeiten.

Die Vererbung bezieht sich immer nur auf das Materielle und Formelle. Die Vererbung der Eigenschaften (der Langlebigkeit, der Talente, Erinnerungen u. dergl.) ist die Folge der Vererbung des Formellen. Die Vererbung der Instinkte beruht auf der Vererbung gewisser nervöser Centren (der Instinktorgane), die Vererbung von Abwehrvorgängen auf der Vererbung der Reflexmechanismen, die Vererbung der Talente auf der Vererbung gut entwickelter Bahnen und Apparate des centralen Nervensystems, die Vererbung der Vorgänge und Erscheinungen der Naturheilung auf Vererbung von Nervenverbindungen, Zellformen u. s. w.

Es soll hier auf die Vererbungsfrage nicht näher eingegangen werden; nur einige der wesentlichsten Vererbungsgesetze, wie sie namentlich von Häckel aufgestellt worden sind, sollen hier Erwähnung finden. Das allgemeine Gesetz der continuirlichen Vererbung besagt: Aehnliches, gepaart mit Aehnlichem, erzeugt Aehnliches. Bei der geschlechtlichen Fortpflanzung stellen die den erzeugten Jungen innewohnenden Eigenschaften ein Gemisch der Eigenschaften beider Eltern dar (Gesetz der amphigonen Vererbung). Die Beobachtungen, welche über die Theilung der Zellen und ihrer Kerne (Karyokinese, Mitose) und über die Befruchtungsvorgänge gemacht worden sind, erklären diese gegenseitige Vererbung zur Genüge. Gleiches mit Gleichem giebt Gleiches, Ungleiches mit Ungleichem giebt Ausgleich.

Die amphigone Vererbung ist derart, dass Eigenschaften der Mutter auf den Sohn und solche des Vaters auf die Tochter vererben; nur die secundären Sexualcharactere vererben stets einseitig, d. h. nur auf die Nachkommen desselben Geschlechtes, nur vom Vater auf den Sohn und von der Mutter auf die Tochter (Gesetz der sexuellen Vererbung).

Das Gesetz der amphigonen Vererbung besagt nicht, dass beide Eltern gleichmässig vererben; es kann leicht ein Ueberwiegen des einen Theiles bei der Vererbung stattfinden, namentlich, wenn besondere vom Typus abweichende Formbildungen aufgetreten sind.

Die amphigone Vererbung tritt uns am deutlichsten bei der Bastardbildung (Hybridismus) entgegen, z. B. bei der Erzeugung des Maulthiers und des Maulesels.

Die vererbten individuellen (selbst psychischen) Eigenthümlichkeiten erscheinen bei den Nachkommen in demselben Lebensalter und an demselben Ort, wie bei den Eltern, z. B. der Bart der Männer, die Mähne des Löwen, die Behaarung des Mons veneris der Frauen (Gesetz der homotopen und homochronen Vererbung).

Das Junge ist nicht immer den Eltern ähnlich, sondern es gleicht zuweilen den Grosseltern oder Urgrosseltern oder früheren Vorfahren (Gesetz der latenten Vererbung [Lex heriditatis interruptae], Atavismus). Nach der oben angegebenen Vererbungstheorie nimmt man an, dass in diesem Falle gewisse der von den Eltern auf die Nachkommen übergegangenen Keimchen durch eine oder mehrere oder viele Generationen ruhen und dann plötzlich erwachen und den Atavismus herbeiführen. Man erklärt andererseits den Atavismus auch als einen Ausfall in der Vererbung gewisser,

mehr oder weniger individueller Eigenthümlichkeiten späterer Generationen und den dadurch bedingten Rückfall in die frühere Form.

Von den Vorfahren vererben auf die Nachkommen nicht allein die angeborenen, sondern auch die, während des intra- und extrauterinen Lebens erworbenen Eigenschaften (Gesetz der angepassten, erworbenen Vererbung). Die erworbenen Eigenthümlichkeiten vererben um so sicherer, je constituirter sie sind, d. h. je länger sie bestehen, je zweckmässiger und nutzlicher sie dem Individuum sind und je besser sie zur übrigen Constitution passen und je länger die causalen Anpassungsbedingungen einwirkten. Die erworbenen abweichenden Formbildungen können durch Zuchtwahl in bestimmten Richtungen verstärkt oder gemindert werden. Lange fortgesetzte Zuchtwahl kann zu konstanten und symmetrischen Formen führen. Für die Vererbung ist es gleichgültig, welchen Geschlechtes der Träger des individuellen Characters, d. h. der speciell in Betracht kommenden Eigenthümlichkeiten ist. Eine Umbildung der Form geschieht nur, wenn die individuellen Charactere durch Variiren (bei Mischung sehr verschiedener Formen) gleichsam in Fluss gerathen sind (Hensen).

Es vererben nicht allein die Eigenthümlichkeiten des Individuums und der Species, sondern es vererben auch die Vorgänge der Ausbildung und Entwicklung der Thierstämme und der Individuen, wenn auch oft in abgekürzter und vereinfachter Form. Die individuelle Entwicklung von der einfachen Eizelle bis zum hochorganisirten Säugethiere stellt das vereinfachte Bild der allmählichen Umbildung und Entwicklung der Säugethiere aus einer einfachen, einzelligen Stammform dar.

Anpassung. Die Vererbung ist, auch bei der ungeschlechtlichen Fortpflanzung, niemals eine so hochgradige, dass die Nachkommen den Eltern vollkommen gleich sind. Es treten stets bestimmte, unbedeutende Veränderungen in den Familieneigenthümlichkeiten, in den Formen und Eigenschaften auf, die dem Individuum sein specielles Gepräge, seine individuelle Eigenthümlichkeit geben. Diese unterscheidet dasselbe sowohl von seinen Eltern als auch von seinen Geschwistern. Die Ursachen der individuellen Eigenthümlichkeiten sind in verschiedenen Umständen zu suchen, in der speciellen Organisation des Keimes, in äusseren Einwirkungen, in den Verhältnissen des Mutterthieres während der Schwangerschaft (Nährzustand, Nahrungszufuhr u. dergl.), in den Verhältnissen beider Elterthiere bei der Zeugung etc. Den meisten Einfluss üben offenbar die äusseren Einwirkungen aus, mögen dieselben das in der Entwicklung begriffene oder das bereits geborene, selbstständige Individuum treffen.

Das thierische Leben besteht in einer lebhaften und mannigfachen Wechselwirkung (Correlation) zwischen dem thierischen Körper einerseits und den ihn umgebenden Dingen andererseits. Das macht die Thiere abhängig von der Aussenwelt. Der Organismus greift die Aussenwelt an, um sich gewisser Dinge, deren er zu seiner Existenz bedarf, zu bemächtigen. Er nimmt ununterbrochen Stoffe aus der Aussenwelt auf und zeugt daraus den eigenen Stoff und die eigene Thätigkeit, er bemächtigt sich organischer Stoffe und macht sie zu Theilen seiner selbst, er bemächtigt sich der Sonnenkraft, indem er sich dieselbe in den sie in Spannkraftform enthaltenen Pflanzen zu eigen macht und damit seine Functionen vollführt u. s. w. Bei diesem Bestreben der Thiere, sich der ihnen nothwendigen Dinge zu bemächtigen, stellen sich ihnen viele Hindernisse (z. B. andere Thiere, die dieselben Bedürfnisse haben) entgegen, die sie überwinden und besiegen müssen, wenn sie ihre Existenz sichern wollen. Dies ist der Kampf der Lebewesen um die zum Leben nothwendigen

Dinge, der sich gegen Alles richtet, was die Aneignung dieser Dinge erschwert oder behindert.

Die andere Seite der Beziehungen zur Aussenwelt ist darin gegeben, dass die Aussendinge fortwährende Angriffe auf den Organismus ausüben, gegen welche sich derselbe zum Zwecke der Selbsterhaltung Schritt vor Schritt vertheidigen muss. Dieser Kampf richtet sich gegen alle diejenigen auf den thierischen Organismus von aussen einwirkenden Einflüsse, welche das Leben, resp. das Bestehen des thierischen Organismus bedrohen. Dieser Kampf ist theilweise ein defensiver, insofern er in einfacher Abwehr der bedrohenden Einflüsse besteht, theilweise aber auch ein offensiver (in der Defensive), insofern der thierische Organismus die Einflüsse vielfach offensiv zurückschlägt, oder insofern als er sich derselben bemächtigt und sie sich dienstbar und nutzbar macht. Während z. B. der Sauerstoff der atmosphärischen Luft in Verbindung mit Wasser und Wärme jeden organischen Körper in kurzer Zeit durch Umwandlung, Zersetzung und dergleichen vernichtet, bemächtigt sich der thierische Organismus desselben und macht ihn sich dienstbar, so dass er für die Erhaltung des Lebens wesentlich bedingend wird.

Es erhellt aus Vorstehendem, dass die Thiere zum Zwecke der Selbsterhaltung sich in einem fortwährenden Kampfe befinden, der einerseits Aufnahme nothwendiger, andererseits Abwehr schädlicher Dinge und Einflüsse bezweckt und der offensiv und defensiv geführt wird.

Wir nennen diesen Kampf den Kampf um die natürlichen Existenzbedingungen, den Kampf um's Dasein. Er ist so alt, wie die Lebewesen überhaupt, d. h. er begann mit der Entstehung des ersten Lebewesens. Er richtet sich gegen die Unbilden der Witterung, des Klimas, des Bodens, der Temperatur, gegen andere Lebewesen, namentlich solche, welche ähnliche Existenzbedingungen haben u. s. w.

In dem angedeuteten Kampfe unterlagen und unterliegen unendlich viele organische Wesen. Schliesslich muss jedes Individuum in diesem Kampfe unterliegen, es erkrankt, resp. es stirbt. Der Kampf reibt auf und bedingt die schliessliche Erschöpfung, den Tod. Jede Stunde gesunden Lebens documentirt einen Sieg über die widrigen, das Leben bedrohenden Einflüsse. Erhält sich der thierische Organismus in dem Kampfe bis zur Fortpflanzung, hat er Nachkommenschaft erzielt, dann hat er seinen Zweck erreicht, er hat einen vollständigen Sieg davon getragen.

Je besser nun ein Individuum für diesen Kampf in Rücksicht auf die speciellen, es umgebenden Aussenverhältnisse eingerichtet ist, um so mehr Aussicht hat es, den gedachten Zweck zu erreichen, d. h. zu siegen. Deshalb nennen wir eine derartige kräftige Organisation, welche den Sieg verspricht, eine zweckmässige.

Wie aus dem Vorhergehenden ersichtlich ist, so werden der Regel nach nur die zweckmässig organisirten Individuen zur Fortpflanzung gelangen, während die anderen vorher in dem Kampfe um's Dasein zu Grunde gehen.

Vermöge der oben geschilderten Gesetze der Vererbung werden die guten Eigenschaften der siegenden Individuen auf die Nachkommenschaft übertragen. Unter dieser entbrennt nun aber der Kampf von Neuem, sowohl unter einander, als gegen die sonstigen Ausseneinflüsse. Es siegen wieder die günstiger organisirten und gelangen zur Fortpflanzung und Vererbung ihrer Eigenschaften.

Wenn demgemäss die zweckmässiger organisirten Individuen im Kampfe um's Dasein siegen, während die mangelhaft und schlecht organisirten zu Grunde gehen, wenn die guten Eigenschaften sichere Aussicht haben, vererbt zu werden, während die schlechteren hierauf in viel geringerem Maasse Anspruch haben, dann ist es klar, dass im Verlaufe von Jahrmilliarden die Organisation der Thiere eine immer

vollkommenere und zweckmässigere werden muss. Diese zufällig ent standene zweckmässige Organisation wird dann vererbt und in den Nachkommen durch weitere Vererbung befestigt (constant).

Aus Vorstehendem erhellt, dass die Organismen vermöge ihrer Anpassungsfähigkeit in Folge der Einwirkung von Ausseneinflüssen neue Eigenthümlichkeiten, die ihnen nicht angeerbt sind, anzunehmen vermögen. Alle Lebewesen passen sich den Ausseneinflüssen (Klima, Futter, Pflege, Haltung, Gebrauch, feindliche Angriffe u. s. w.) mehr oder weniger an. Je besser sich ein Organismus anpasst, d. h. je zweckentsprechender zu den Aussenverhältnissen sich die Organisation umändert, um so sicherer siegt er im Kampfe um's Dasein, namentlich gegenüber den ihm ahnlich beschaffenen Lebewesen. Die auf dem Wege der allmahlichen Umbildung gewonnenen Eigenschaften werden um so sicherer vererbt, je zweckmässiger sie sind. Sie werden durch die Vererbung erhalten und befestigt. Die Gesetze der Anpassung bedingen also in Verbindung mit den Vererbungsgesetzen, dass die Lebewesen im Verlaufe der Zeit immer zweckmässiger und vollkommener in ihrer Organisation werden, Gesetz des Fortschritts.

In diesem Sinne ist heutzutage die Teleologie aufzufassen. Die nachweisbare Zweckmässigkeit der thierischen Organisation ist nur als eine nothwendige Folge der in der Natur gegebenen, den Kampf um's Dasein bedingenden Verhältnisse anzusehen. Die Teleologie lehrt weiterhin, dass jedes Thier eine Reihe von Kampfmitteln besitzt, die es befähigen, den widrigen, ihm feindlichen Ausseneinflüssen mehr oder weniger zweckmässig zu begegnen und sich vor Nachtheil zu schützen. Ausser den äusseren bekannten Waffen, der verhornten Epidermis, dem Haarkleide, den Hörnern, Hufen, Zähnen, Sinnesorganen u. s. w. sind auch im Inneren eine ganze Reihe von zweckentsprechenden Schutzvorrichtungen vorhanden.

Die Folge der Wirkung aller auf dem Wege der Anpassung erworbenen Schutzvorrichtungen und Kampfmittel der Lebewesen ist, dass der Organismus vor Krankheit und frühzeitigem Tode geschützt wird und dass er bei einer eintretenden Störung der Functionen (Krankheit) Mittel besitzt, um diese wieder auszugleichen und die Naturheilung herbeizuführen.

Häckel unterscheidet zwei Hauptgesetze der Anpassung: 1. die indirecte potentielle Anpassung. Die äusseren Einflüsse rufen am Elterthiere selbst noch keine Veranderung hervor, wohl aber an der Frucht. Die neue Eigenthümlichkeit existirt im elterlichen Organismus blos in potentia, im kindlichen aber in actu; 2. die directe actuelle Anpassung, bei welcher die Eigenthümlichkeiten direct an dem betreffenden Individuum hervortreten.

Zur potentiellen Anpassung gehören: a) die individuelle Anpassung: die Nachkommen derselben Eltern und alle Individuen derselben Art sind einander ungleich (s. oben); b) sprungweise, monströse Anpassung. Bestimmte, den

elterlichen Organismus treffende Einflüsse erzeugen bestimmte Eigenthumlichkeiten an den Nachkommen (Erzeugung künstlicher Monstrositäten); c) sexuelle Anpassung. Gewisse Einflüsse, die auf die männlichen Fortpflanzungsorgane einwirken, rufen nur bei den männlichen Nachkommen gewisse Eigenthümlichkeiten hervor; ebenso verhält sich dies bei gewissen Einwirkungen, welche die weiblichen Zeugungsorgane treffen.

Zur actuellen Anpassung gehören: a) die universelle Anpassung. Im Laufe des Lebens passen sich alle Individuen den Verhältnissen an und werden dadurch einander in höherem Grade ungleich als sie es bei der Geburt waren; b) die cumulative Anpassung; sie tritt ein, wenn gewisse äussere Lebensbedingungen anhaltend einwirken und wenn Uebung und Gewohnheit die individuellen Eigenthümlichkeiten ausbilden; c) die correlative Anpassung. Von der actuellen Anpassung werden nicht nur die unmittelbar betroffenen Theile abgeändert, sondern auch andere Theile des Organismus in Folge des organischen Zusammenhanges des Individuums, in Folge der correlativen Beziehungen, in welchen die Theile eines Individuums zu einander stehen. Die secundäre Beeinflussung hängt wesentlich von der Art der sympathischen Beziehungen der einzelnen Theile zu einander ab; d) die abweichende, divergente Anpassung. Körpertheile, die ursprünglich gleichartig angelegt waren, bilden sich durch den Einfluss der äusseren Bedingungen in verschiedener Weise aus (rechter Arm zum linken etc.; e) die unbeschränkte, unendliche Anpassung. Für die Veränderungen der organischen Formen durch den Einfluss der äusseren Existenzbedingungen giebt es keine bekannte Grenze; man denke an die rudimentären Organe, an das Degeneriren und Verschwinden von Theilen in Folge von Nichtgebrauch u. s. w. Zu den Anpassungsgesetzen kommt noch das Gesetz der Differenzirung, wonach alle Individuen die Neigang haben, sich in immer höherem Grade ungleichartig auszubilden und sich vom gemeinsamen Ursprunge zu entfernen. Dadurch wird der Kampf ums Dasein erleichtert. Mit der Differenzirung ist meistens gleichzeitig ein Fortschritt in der Bildung der Organismen verbunden (Gesetz des Fortschritts, s. oben).

Die geschilderten Gesetze der Vererbung und Anpassung erklären im Verein mit der Thatsache des Kampfes ums Dasein und der dadurch bedingten natürlichen Zuchtwahl der Individuen die Entstehung neuer Arten. Es ist hier nicht der Ort auf diese Verhältnisse, auf die Descendenztheorie (den Darwinismus) näher einzugehen.

Die Entstehung der Geschlechter*).

In Bezug auf die Frage von der Entstehung der Geschlechter sind die Meinungen sehr getheilt. Man kann im Allgemeinen drei Haupttheorien unterscheiden. Eine Anschauung geht dahin, dass das Geschlecht der Nachkommen bereits vor der Befruchtung bestimmt ist, dass es also männliche und weibliche Eier giebt und dass das männliche Thier auf die Entstehung des Geschlechtes der Nachkommen gar keinen Einfluss ausubt. Dieser Anschauung huldigten schon Parmenides, Anaxagoras, Galen und viele Andere, z. B. die hervorragendsten Forscher des 17. Jahrhunderts (Graaf, Boerhave, Malpighi, Swam-

*) Wir folgen im Nachstehenden wesentlich den Darlegungen von Düsing: Die Regulirung der Geschlechtsverhaltnisse bei der Vermehrung der Menschen, Thiere und Pflanzen, von Dr. Carl Düsing. Jena, Gustav Fischer, 1886.

merdam u. s. w.). Aber auch in der neuesten Zeit hat diese Ansicht noch ihre Vertreter gefunden (Bernh. Schulze, Schröder, Ahlfeld, Nagel u. A.).

Eine andere Theorie (Hofacker-Sadler und Thury'sche) nahm an, dass das Geschlecht der Frucht bei der Zeugung, resp. in Folge derselben bestimmt werde, dass dasselbe ein Produkt des Befruchtungsvorganges sei. Dieser Ansicht huldigten z. B. Hippocrates und Aristoteles und eine sehr grosse Zahl der neueren Beobachter und Naturforscher.

Eine dritte Lehre (Ploss) geht dahin, dass die Geschlechtsbildung erst nach der Befruchtung erfolgt, also in Folge von Einflüssen (insbesondere der Ernährung), welche auf das befruchtete Ei, bezw. auf die Mutter und von dieser auf die Frucht einwirken.

Die zuerst angeführte Hypothese ist im höchsten Masse unwahrscheinlich. Es kann im Gegentheil als feststehend angenommen werden, dass es keine männlichen und weiblichen Eier giebt, dass die Eier vielmehr die Anlage zu beiderlei Arten von Geschlechtsorganen in sich tragen; ja es muss sogar festgehalten werden, dass der Embryo in der ersten Zeit der Entwicklung ein Zwitter ist, welcher die Organe in sich trägt, aus denen sich beiderlei Geschlechtsorgane ausbilden können. Die volle Ausbildung der einen Art der Geschlechtsorgane und die Hemmung in der Ausbildung und die Rückbildung der anderen Art bedingt das Entstehen eines bestimmten Geschlechtsthieres.

Wenn es auch keine männlichen oder weiblichen Eier giebt, so ist damit doch keineswegs gesagt, dass denselben nicht die Neigung zur Erzeugung eines bestimmten Geschlechtes innewohnen könne. Sowohl im Ei als im Samen kann in Folge von Einflüssen, welche die Elterthiere trafen, und in Folge des Alters der Eier und der Samenfäden, welche den Befruchtungsvorgang eingehen die Tendenz zur Erzeugung eines bestimmten Geschlechts gegeben sein. Diese Tendenz kann aber während der ersten Zeit der Entwicklung in Folge von Einflüssen, welche das Ei treffen, geändert werden. Die Entscheidung darüber, welches Geschlecht sich ausbildet, beruht in dem Zusammenwirken äusserer Umstände, in Eigenschaften der Organismen, die durch Anpassung an äussere Verhältnisse (an die Ernährung u. s. w.) erworben worden sind; es beruht dies nicht etwa auf Vererbung; die Art und Weise der Genese der Geschlechtsorgane ist angeerbt, nicht aber das Geschlecht der Eier.

Bei der Entstehung der Geschlechter wirken also viele Factoren zusammen, die zeitlich nach einander zur Wirkuug kommen. Zuerst kommt die Individualität der Mutter zur Wirkung; sie verleiht den Eiern eine gewisse Tendenz bezüglich der Geschlechtsbildung. Diese Tendenz ist auch nach dem Alter der Eier, welche befruchtet werden, verschieden; junge Eier neigen zum weiblichen, ältere zum männlichen Geschlechte. In zweiter Linie tritt die Individualität des Vaters, welche dem Samen eine gewisse Tendenz verleiht, in Kraft. Auch beim Samen

entscheidet das Alter der Fäden zum Theil über die Geschlechtstendenz, junger Samen neigt zum männlichen, alter zum weiblichen Geschlecht. Bei der Befruchtung tritt die Tendenz des Samens und des Eies in Wechselwirkung; ist die Tendenz beider dieselbe, dann tritt eine Summation ein; das befruchtete Ei hat dann eine sehr starke Tendenz in einer bestimmten Richtung. Sind die Tendenzen von Ei und Samen einander entgegengesetzt, dann bekämpfen sie einander; die schwächere Tendenz unterliegt zwar, sie mindert aber die Stärke der anderen Tendenz und macht es anderen Umständen leicht, entgegengesetzte Einwirkungen zu entfalten resp. eine entgegengesetzte Wirkung zu erzielen. Letzteres wird schwer oder unmöglich sein, wenn Ei und Samen dieselbe Tendenz haben und das befruchtete Ei also stark nach einer Richtung neigt.

Nach der Befruchtung tritt die dritte Art der bei der Geschlechtsbestimmung in Betracht kommenden Factoren in Action. Es sind dies die äusseren Einflüsse, welche das schwangere Thier und das in der Entwicklung begriffene Ei treffen. Ungefähr in dem ersten Drittel der Schwangerschaft können diese äusseren Umstände geschlechtsbestimmend wirken und unter Umständen die Tendenz des befruchteten Eies aufheben und demselben eine neue Tendenz verleihen. Ist die Entwickelung aber schon weiter vorgeschritten und wirken dann Umstände ein, welche der Tendenz des Embryo entgegenwirken, dann kann ein Zwitter entstehen. Zu einer gewissen Zeit der Entwickelung kann die geschlechtliche Ausbildung durch keinen Umstand mehr rückgängig gemacht werden.

Alle Eigenschaften der Thiere und Pflanzen, welche Einfluss auf die Geschlechtsbildung haben und durch natürliche Züchtung entstanden sind, wirken natürlich auf die Fortpflanzung der Individuen. Sie sind die Ursache davon, dass stets dasjenige Geschlecht reichlicher producirt wird, dessen relative Mehrproduction für die Fortpflanzung der betreffenden Thierart vortheilhaft ist. Sie bewirken auch die Regulation des Sexualverhältnisses. Die Thiere haben nämlich durch Anpassung die Eigenschaft erworben, bei normalem Sexualverhältnisse mehr Individuen desjenigen Geschlechtes hervorzubringen, an dem es mangelt. Sind zu viel Männchen und zu wenig Weibchen vorhanden, dann werden viele weibliche, und im entgegengesetzten Falle viele männliche Nachkommen erzeugt.

Unter gewissen Verhältnissen kann aber auch ein normales Sexualverhältniss von Nutzen sein. Dies erklärt sich, wie folgt. Die durchschnittliche Stärke der Vermehrung ist bei jedem Thiere eine ganz bestimmte. Sie weicht aber von dieser Norm ab, wenn die Existenzbedingungen für die betreffende Thierart besonders günstige oder ungünstige werden. Bekanntlich liefert das Weibchen das Material zum Aufbau des Embryo und hat sonach die Hauptaufgabe bei der Reproduction. Je mehr Weibchen relativ vorhanden sind, um so mehr Junge können producirt werden. Sind nun die Existenzbedingungen günstig,

besteht ein Ueberfluss an Nahrung, dann werden viel Weibchen gebildet; dadurch vermehrt sich ihre Zahl und damit nimmt die Stärke der Vermehrung der Thierart zu. Auf diese Weise kann der Ueberfluss an Nahrung ausgenutzt werden. Sind die Existenzbedingungen schlecht, besteht Nahrungsmangel, dann werden mehr Männchen geboren; die relative Zahl der Weibchen nimmt ab. Demgemäss wird die Vermehrung eine schwache und die Zahl der Individuen, entsprechend der geringeren Nahrungsmenge, eine kleinere. Gute Ernährungsverhältnisse bedingen einen Ueberschuss an Weibchen und lebhafte Vermehrung, schlechte Existenzbedingungen einen Männchen - Ueberschuss und schwache Vermehrung. Aus Vorstehendem ersieht man, dass sich die Vermehrung den äusseren Existenzbedingungen anpasst.

Nach den vorstehenden allgemeinen Betrachtungen soll auf einzelne Umstände, welche auf die Entstehung des Geschlechtes von Einfluss sind, etwas näher eingegangen werden. In erster Linie dürften in dieser Richtung zu nennen sein die Nahrung und die geschlechtliche Inanspruchnahme resp. die geschlechtliche Kraft (Energie). Alle anderen zu erwähnenden Einflüsse wirken durch gute oder schlechte Ernährung, durch Kräftigung oder Schwächung.

Der **Einfluss der Nahrung** auf die Geschlechtsentstehung wird von allen Seiten anerkannt. Es ist zu unterscheiden zwischen der Ernährung der Eltern vor der Geburt, also dem Nähr- und Kräftezustand derselben bei der Begattung und der Ernährung der Früchte durch die schwangere Mutter resp. der Ernährung der letzteren.

Bei kümmerlicher Ernährung der Eltern und der Früchte überwiegt unter den Geborenen das männliche, bei guter Ernährung das weibliche Geschlecht.

Ein guter Zustand der Keime (Ei und Samen) ruft die Tendenz zur weiblichen, der umgekehrte Umstand die Neigung zur männlichen Geschlechtsbildung hervor. Dabei besteht jedoch folgende Einschränkung: Schwache, schlecht genährte männliche Inidviduen erzeugen mit kräftigen gut genährten Weibchen vorwiegend männliche Junge, während schwache weibliche Individuen mit kräftigen Männchen vorwiegend weibliche Junge zur Welt bringen (Felloir, Fiquet, Herz und Andere). Es besteht also das Verhältniss, dass das bei der Begattung sich stärker erweisende Geschlecht derart einwirkt, dass es das ihm entgegengesetzte Geschlecht erzeugt. Diese durch die Ernährung der Eltern bedingten Tendenzen der Keime können durch die nach der Befruchtung stattfindende Ernährung der Frucht gefördert, geschwächt oder aufgehoben werden. In dieser Beziehung gilt folgendes Gesetz: Eine gute Ernährung der Früchte bedingt eine Neigung zum weiblichen, die schlechte Ernährung die Neigung zum männlichen Geschlecht. Der Einfluss der Ernährung der Früchte ist besonders erkennbar an der Thatsache, dass Embryonen, welche qualitativ und quantitativ gleiche Nahrung erhalten in der Regel auch gleichen Ge-

schlechtes sind; mindestens bilden sich unter diesen Verhältnissen mehr Thiere eines und desselben Geschlechtes als unter anderen Umständen.

Larven, die auf demselben Nährboden leben, entwickeln sich meist zu Thieren gleichen Geschlechts. Embryonen von Säugethieren, die von einem Ei stammen und von einem gemeinsamen Chorion umgeben sind, also in gleicher Weise von derselben Placenta ernährt werden, sind fast stets einerlei Geschlechts. Ebenso ist dies bei Doppelmissbildungen der Fall.

Die **geschlechtliche Inanspruchnahme** wirkt derart auf die Geschlechtsentstehung ein, dass diejenigen Thiere, welche geschlechtlich stark in Anspruch genommen werden und also geschwächt sind, mehr Nachkommen des eigenen, dass dagegen geschonte Thiere mehr Nachkommen des entgegengesetzten Geschlechts erzeugen. Diese Thatsache erklärt sich nicht allein aus der durch die geschlechtliche Thätigkeit bedingten Schwächung des Organismus, sondern auch aus dem Alter der Keime. Je weniger Individuen eines Geschlechtes vorhanden sind, je mehr sie also geschlechtlich in Anspruch genommen werden, um so rascher und um so jünger gehen die Keime in die Befruchtung ein und um so mehr Individuen desselben Geschlechts entstehen. Die jungen Geschlechtsproducte haben die Tendenz zu dem Geschlecht des Elterthieres (des Keimproducenten), die älteren dagegen zum entgegengesetzten Geschlechte (Düsing u. A.).

Wilckens bestreitet es, das die geschlechtliche Inanspruchnahme und das Alter der Keime einen Einfluss auf die Geschlechtsbildung ausübe.

Einfluss der Jahreszeit. Bei Thieren mit kurzer Ausbildungsdauer werden im Sommer mehr Weibchen, im Frühjahr und Herbst mehr Männchen gezeugt, weil im Sommer die Existenzbedingungen am günstigsten sind und die Nahrungsmenge die grösste ist. Beim Menschen bleibt der Knabenüberschuss in denjenigen Monaten, die der Conception günstig sind (April bis August), unter, in den anderen Monaten über der Norm. Mit der Abnahme der Zahl der Conceptionen nimmt der Knabenüberschuss zu. Im Conceptionsmonate Juni, in welchem die Reproductionsthätigkeit am stärksten ist, werden die wenigsten, im September und October die meisten Knaben gezeugt.

Die Zahl der im November bis incl. Februar gezeugten männlichen Fohlen verhielt sich zu dem der weiblichen wie 100 : 107 und von März bis incl. Juni wie 100 : 111,8 (Schlechter). Wilckens giebt an, dass die warme Jahreszeit die männliche, die kalte dagegen die weibliche Geschlechtsbildung begünstige und zwar deshalb, weil die kalte Jahreszeit die Fresslust und Ernährung steigere, die warme sie aber herabsetze.

Einfluss des Klima. Thiere, die aus einem wärmeren Klima in ein kaltes versetzt werden, sollen mehr Männchen als Weibchen erzeugen. Die vorliegenden Beobachtungen sind jedoch so gering an Zahl, dass bis jetzt über diese Frage nichts Bestimmtes angegeben werden kann. Oertlichkeit und Klima werden die Geschlechtsbildung natürlich insoweit beeinflussen, als sie auf die Ernährung der Eltern und der Frucht einwirken. In Gestüten, die sich in einem rauhen Klima befinden, kommen relativ mehr männliche Fohlen zur Welt als in Gestüten in gutem, mildem Klima.

Einfluss des Lebensalters. Beim Menschen will man beobachtet haben, dass

Männer zur Zeit der grössten geschlechtlichen Leistungsfähigkeit (im kräftigen Mannesalter) mehr Mädchen als Knaben, dass dagegen ältere und jüngere Männer mehr Knaben als Mädchen zeugten. Erstgebärende Frauen und unter ihnen wieder in erster Linie die älteren primiparen bringen mehr Knaben als Mädchen zur Welt. Es beruht dies z. Th. auf den Altersverhältnissen der Mutter, z. Th. aber auch darauf, dass die Erstgebärenden die Frucht schlechter ernähren als Mehrgebärende. Auch für die Pferde ist nachgewiesen worden, dass die Erstgeburten einen bedeutenden Einfluss auf das Geschlecht haben. Die Zahl der männlichen Fohlen ist grösser bei erstgebärenden Stuten (100 : 101,5) als bei mehrgebärenden (100 : 109,5) (Schlechter).

Auf dem Lande, wo früher geheirathet wird als in der Stadt, ist der Knabenüberschuss grösser als in Städten. Die Ursache dieser Thatsache dürfte weniger im Lebensalter als in den Verhältnissen der Ernährung, der körperlichen Anstrengung u. s. w. zu suchen sein.

Ueber den Einfluss des Alters der Thiere auf die Geschlechtsbildung sind die Ansichten getheilt. Wilckens leugnet jeden Einfluss des Alters der männlichen Erzeuger, während Schlechter behauptet, dass ältere und zu junge Vaterthiere mehr männliche, und kräftige, im mittleren Lebensalter befindliche dagegen mehr weibliche Nachkommen zeugen. Das Alter der weiblichen Thiere soll insofern von Einfluss auf die Geschlechtsbildung sein, als junge, resp. im mittleren Alter stehende Mütter mehr weibliche und alte und zu junge Mütter mehr männliche Junge zur Welt bringen. Die Wirkung des Alters tritt um so schärfer hervor, wenn die Ernährung gleichzeitig mitwirkt. Junge, gut genährte Mütter bringen mehr weibliche, alte, schlecht genährte dagegen mehr männliche Junge zur Welt.

Ueber den Einfluss des Altersverhältnisses beider Elterthiere zu einander auf das Geschlecht der Nachkommen liegen widerstreitende Angaben vor (Hofacker, Schlechter u. A.). Paarungen von alten Thieren untereinander und solche von ganz jungen untereinander bedingen das Ueberwiegen der männlichen Nachkommen, während im kräftigen mittleren Alter die weiblichen Nachkommen vorwiegen sollen (109,5 : 100). Alte Stuten mit jungen Hengsten gepaart, bringen mehr männliche, junge Stuten mit älteren Hengsten mehr weibliche Nachkommen zur Welt.

Für den Menschen haben Sadler und Hofacker folgende, vielfach bestrittene Sätze aufgestellt: 1 Ist der Mann erheblich älter als die Frau, dann werden mehr Knaben geboren. 2. Bei gleichem Alter beider Eltern wird der Knabenüberschuss geringer. 3. Ist die Frau älter als der Mann, dann werden mehr Mädchen geboren.

Einfluss der Thierspecies und der Rasse. Beim Menschen herrschen die männlichen (106,3 : 100), bei Pferd und Schaf die weiblichen (100 : 99), bei Rindern, Schweinen und Hunden (110 : 100 bei Hunden) die männlichen Geburten vor (Wilckens). Die Thierrassen haben einen erheblichen Einfluss auf die Geschlechtsbildung. Dies scheint darin begründet zu sein, dass die Rasse in bestimmten Beziehungen zur Oertlichkeit steht und dass diese die Existenzbedingungen und wesentlich die Ernährung der Thiere regelt (die Zahlenangaben s. Wilckens: »Geschlechtsbildung« in Koch's Encyclopädie der Thierheilkunde).

Einfluss der Milchsecretion und der Zahl der Jungen. Grosse Milchergiebigkeit (bei Kühen) zur Zeit der Geschlechtsbildung und eine grosse Zahl von Föten im Uterus (bei Schweinen) begünstigt die Entstehung des männlichen Geschlechtes, weil unter diesen Umständen die Ernährung der Früchte keine besonders gute ist.

Einfluss der Häufigkeit der Geburten. Bei rascher Folge der Geburten wird die Bildung der männlichen, bei zeitweiligem Güstbleiben die des weiblichen Geschlechts begünstigt (Wilckens bestreitet die Richtigkeit dieses Satzes).

Ueber den **Einfluss der Brunstperiode** ist nichts Sicheres bekannt; es ist also unbekannt, ob es von Einfluss auf das Geschlecht ist, ob ein Thier während der Brunstzeit gleich in der ersten oder in einer späteren Brunstperiode begattet wird.

Der **Einfluss der Kulturstufe** der Pferdezucht auf das Geschlecht der geborenen Thiere soll ein ganz erheblicher sein. Je höher dieselbe wird, um so mehr kommen die weiblichen Lebendgeburten ins Uebergewicht. Mit dem Steigen der Kultur nimmt der Procentsatz der Lebendgeburten ab; dabei werden stets mehr todte männliche als todte weibliche Fohlen (4,1 : 3,2) geboren.

Die Art und Weise, wie die Pferdezucht betrieben wird, hat Einfluss auf die Erzeugung der Geschlechter. Die Hengste, welche sich in den Gestüten befinden, werden vorzüglich gehalten und gepflegt und zu den Brunstzeiten niemals zu stark angestrengt. Die Folge davon ist, dass mehr weibliche als männliche Fohlen erzeugt werden.

Der **Einfluss der Inzucht** auf die Geschlechtsentstehung ist ein derartiger, dass die Zahl der männlichen Geburten zunimmt Je unähnlicher sich die Eltern sind, um so mehr Weibchen werden geboren; Eltern, die einander sehr ähnlich und sehr verwandt sind, bringen mehr Männchen zur Welt. Bei den Juden, die sich wenig mit anderen Rassen vermischt haben und bei denen Verwandtschaftsheirathen häufig sind, ist der Knabenüberschuss bedeutender als bei anderen Bevolkerungsklassen. Der genannte Einfluss der Inzucht ist der Thierart, resp. der Fortpflanzung nützlich. Die Inzucht ist bekanntlich nachtheilig für die Erhaltung der Art. In Folge dessen muss die Natur bestrebt sein, die Inzucht zu vermeiden. Dies geschieht durch die Mehrerzeugung von Männchen. Diese haben die Aufgabe, die Vermischung verschiedener Thiere herbeizuführen; sie suchen in Folge des Geschlechtstriebes die Weibchen auf und bedingen es so, dass die Inzucht vermieden wird. Die Nachtheile der Inzucht können z. Th. durch besonders gute Pflege und Haltung derart compensatorisch corrigirt werden, dass der Ueberfluss der männlichen Geburten sinkt.

Schliesslich sei noch erwähnt, dass durch Anpassung an specielle Lebenseigenthümlichkeiten die Thiere ganz besondere Eigenschaften in Bezug auf die Entstehung des Geschlechts annehmen können, wie dies die Daphniden zeigen, und dass Hengste mit langsamer Schlagfolge des Herzens nach Joly mehr männliche Junge zeugen, als solche mit raschen Pulsen.

Auch das **Seelenleben** der Eltern hat zweifellos einen Einfluss auf das Geschlecht der Nachkommen. Derselbe ist jedoch noch nicht genauer erforscht. Die bis jetzt vorliegenden Angaben lassen noch keine bestimmten Schlussfolgerungen zu.

Ausser den vorstehend aufgeführten Factoren, welche bestimmend auf die Geschlechtsentstehung einwirken, giebt es sicherlich noch andere, welche mit diesen concurrirend wirken. Wir sind aber über dieses ganze Gebiet noch zu wenig orientirt. Aufgabe der Thierzüchter und namentlich der Gestütsthierärzte ist es, ein möglichst grosses Beobachtungsmaterial zu liefern. Je grösser die Summe der richtigen Beobachtungen ist, um so sicherer lassen sich aus ihnen Schlussfolgerungen ziehen. Das Genauere über die Frage der Geschlechtsbildung und der Vererbung gehört in das Gebiet der Thierzuchtlehre.

Geschichtliches zur Zeugungslehre. Die Zeugungslehre begann erst mit der Entdeckung der Zeugungselemente und mit der Bekämpfung der Urzeugungslehre aus dem mystischen Dunkel herauszutreten, in welchem sie sich bis dahin befunden hatte. Von der Mitte des 17. Jahrhunderts ab beginnt der Kampf gegen die Lehre von der Urzeugung (Harvey, Redi, Malpighi, Swammerdam); auch wurden noch in diesem Jahrhundert die männlichen morphologischen Geschlechtsproducte

entdeckt (Ham und Leeuwenhoek 1678). Regner de Graaf entdeckte 1672 die Graaf'schen Follikel in den Eierstöcken und hielt diese für die Eier. Erst 1827 wurde des wirkliche Säugethier-Ei von v. Baer aufgefunden. Im 18. Jahrhundert wurden durch Jacobi (1764) und Spallanzani (1786) zahlreiche Versuche über die künstliche Befruchtung gemacht und damit ein helles Licht über den Befruchtungsvorgang verbreitet. Das Eindringen der Samenfäden in das Ei ist zuerst von Bary (1853) beobachtet worden; die feineren Vorgänge, welche dabei an Ei und Samenfaden ablaufen, sind erst in allerneuester Zeit von O. Hertwig, Fol, Auerbach, Strassburger u. A. studirt worden. Die Kenntniss über die Parthenogenese verdanken wir wesentiich Dzierzon, v. Siebold und Leuckart (1856—1858). Die Entdeckung der Eilösung bei der Menstruation wurde 1844 von Bischoff gemacht Mit dem Studium der Erection haben sich besonders J. Müller, Kölliker, Rouget, Langer und Eckhard beschäftigt.

Electro-Physiologie.

Von

Dr. J. Latschenberger,
Professor in Wien.

Es sind die galvanischen Erscheinungen, welche am thierischen Körper und seinen Organen beobachtet werden, die in diesem Kapitel zur Besprechung gelangen. Die Beobachtung, dass die Erregung des mit seinem Muskel verbundenen motorischen Nerven in dem vom Erregungspunkte entfernten Muskel nach einer scheinbar unmessbar kurzen Zeit Zuckung hervorruft, war wahrscheinlich die Veranlassung zur Aufstellung der Hypothese, dass das Wesen der Nerventhätigkeit in der Ableitung von Elektricität nach dem Muskel bestehe. Diese Hypothese ist schon vor mehreren Jahrhunderten aufgestellt worden, ohne dass man sich dazu entschlossen hat, dieselbe durch Experimente zu prüfen. Es wurde der sogenannten Identitätslehre, wie man diese Hypothese bezeichnete, ein grosser Vorschub geleistet dadurch, dass man durch exacte Experimente nachgewiesen hat, dass die Wirkungen der Zitterfische elektrischer Natur sind. Noch mehr Unterstützung bot der im Jahre 1786 von Galvani angestellte berühmte Versuch, bei welchem durch Herstellung einer metallischen Verbindung zwischen Nerv und Muskel eine Zuckung des letzteren hevorgerufen wird; es schien endlich das besprochene Gebiet dem Experimente zugänglich gemacht worden zu sein. Zwei Gebiete wurden durch diesen einzigen Versuch der experimentellen Forschung erschlossen: das Gebiet des Galvanismus und das der thierischen Elektricität. Sehr bald hat Volta Galvani gegenüber erkannt, dass rein physikalische Vorgänge bei dem galvanischen Versuch die Hauptrolle spielen, und seit jener Zeit datirt der bekannte Streit zwischen den beiden Forschern. Während es nun Volta glückte im Gebiete des Galvanismus bedeutende Fortschritte zu machen und sich an seine Beobachtungen höchst wichtige Entdeckungen anschlossen, waren die Fortschritte auf dem Gebiete der thierischen Elektricität nur äusserst geringe. Ueber ein halbes Jahrhundert blieb ihr Gebiet fast unaufgeschlossen. Allerdings gelang es Galvani selbst noch einen Versuch anzustellen, der ganz entschieden die Existenz der thierischen Elektricität klar legte. Es ist der bekannte Versuch, der als Zuckung

ohne Metalle bezeichnet wird. Bei demselben wird der aus dem Oberschenkel herauspräparirte Ischiadicus, welcher im intacten Zusammenhange mit dem Gastrocnemius ist, auf seinen Muskel mit dem freien Ende auffallen gelassen; ist das Präparat ein sehr erregbares, so tritt eine Zuckung ein. Wir werden später noch Gelegenheit finden, auf die Erklärung dieses Versuches zurückzukommen Volta bemühte sich die Erscheinungen auf die durch die Ungleichartigkeiten der in Berührung gebrachten Substanzen hervorgerufenen elektromotorischen Kräfte zurückzuführen. In der That wurde Galvani's Versuch weniger Bedeutung beigemessen und A. von Humboldt's Bemühung gelang es erst wieder die Lehre von der Existenz der thierischen Elektricität sicher zu stellen. Die Fortschritte auf dem Gebiete der thierischen Elektricität zeigen so recht wie aller Fortschritt der Naturforschung an die Ausbildung der Methode geknüpft ist. Erst seit der Entdeckung des Elektromagnetismus und durch Benützung desselben bei empfindlichen Instrumenten zum Nachweis des elektrischen Stromes sind Fortschritte in der Erforschung der thierischen Elektricität möglich gewesen. Schweigger hat den Multiplicator construirt und durch Nobili's Anwendung des astatischen Nadelpaares bei diesem Instrumente ist erst ein Apparat geschaffen worden, der den Nachweis thierisch-elektrischer Ströme möglich machte. Allerdings verfloss noch eine geraume Zeit bis dieser definitiv gelang. In diese Zeit fällt die berühmte Ritter'sche Arbeit, deren Resultate der Wahrheit sehr nahe kamen. Manche Forscher haben Erscheinungen beobachtet, die in der That durch die thierische Elektricität hervorgerufen werden, ohne dass es jedoch gelungen wäre, die Gesetze zu erkennen; so hat z. B. Matteucci fast zu gleicher Zeit mit du Bois-Reymond 1840—1843 den sogenannten ruhenden Muskelstrom beobachtet, jedoch das demselben zu Grunde liegende Gesetz nicht richtig erkannt. Erst von dem Erscheinen der ersten Publikation du Bois-Reymond's (1843)*) an, kann von dem gesicherten Nachweis der thierischen Elektricität die Rede sein. Durch die zahlreichen glücklichen, mit der grössten Schärfe ausgeführten Arbeiten dieses Forschers, die in dessen Werke**) niedergelegt sind, ist dieses Gebiet erschlossen und bis in die Einzelheiten klar gelegt worden. Sein Scharfsinn deckte die zahlreichen Fehlerquellen bei den einschlägigen Versuchen auf; er ersann die Methoden, welche die Wege sichern, auf welchen man mit Erfolg auf diesem Gebiete vordringen kann; er entdeckte die Gesetze des Muskelstromes, seine Veränderung bei der Muskelthätigkeit; er fand den Jahrhunderte lang gesuchten Nervenstrom und die Veränderungen desselben während der physiologischen Leistung der

*) du Bois-Reymond. Vorläufiger Abriss einer Untersuchung über den sogenannten Froschstrom und über die electromotorischen Fische. Poggendorff's Annalen der Physik und Chemie, Januar 1843, LVIII, S. 1.

**) du Bois-Reymond, Untersuchungen über thierische Electricität, I, 1848, II, 1849.

Nerven und vor allem den innigsten Zusammenhang dieser Thatsachen mit der Lebensthätigkeit dieser Gebilde. Die von du Bois-Reymond zu Tage geförderten Thatsachen sind nicht nur für das engere Gebiet der thierischen Elektricität, sondern für die Physiologie überhaupt epochemachend; so ist z. B. das elektromotorische Verhalten des Nerven das einzige Merkmal, das uns an vollständig isolirten Nerven Aufschluss über ihre Thätigkeit oder über Leben und Tod derselben giebt.

Die lebenden thierischen Theile müssen selbstverständlich im feuchten Zustand bei der Untersuchung erhalten werden, da sie durch Eintrocknen getödtet werden. Um dies zu erreichen, hat man besondere feuchte Kammern construirt. Die einfachste Kammer ist eine geräumige Glasglocke, in welcher an ihrer Innenseite feuchte Fliesspapierblätter kleben, und die über die zu untersuchenden thierischen Theile und die mit ihnen verbundenen Apparate gestülpt wird. Es ist jedoch dabei zu beachten, dass sich alle Gegenstände in der feuchten Kammer mit einer dünnen Flüssigkeitsschichte überziehen, welche leicht Nebenschliessungen bilden kann und deshalb müssen die Apparate davon immer wieder befreit werden. Die schwachen Ströme der

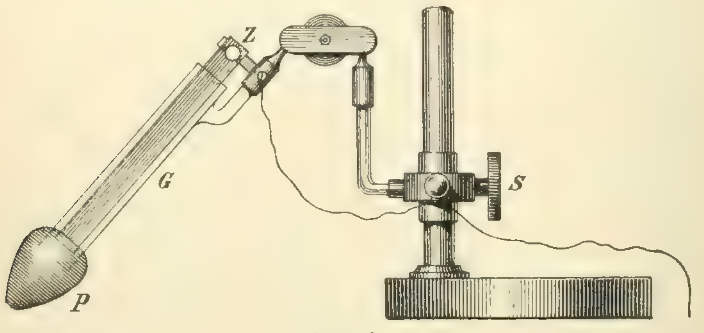


Fig 228.

thierischen Theile werden sehr leicht verdeckt durch Ströme, die entstehen, wenn die metallischen Leitungsdrähte der Apparate, mit deren Hilfe wir die Ströme nachweisen, mit den feuchten thierischen Theilen in Berührung kommen. Sie entstehen nicht nur, wenn differente Metalle in den Stromkreis eingeschlossen sind, sondern auch, wenn die Drahtenden aus denselben Metallen bestehen; es sind Ungleichartigkeiten, welche zu diesen störenden Strömen Veranlassung geben. Es hat daher du Bois-Reymond zuerst eigenthümliche Zuleitungsgefässe construirt, in welchen sich concentrirte Chlornatriumlösung befand und in die mit grosser Sorgfalt gereinigte Platinbleche, welche mit den Enden der Drahtleitung verbunden waren, tauchten. In den Gefässen befanden sich von der Salzlösung durchtränkte Fliesspapierbäusche, auf die zum Schutze der thierischen Theile Eiweisshäutchen gelegt waren, und mit diesen letzteren erst wurden die thierischen Theile in Berührung gebracht. Diese Zuleitung du Bois-Reymond's hatte jedoch noch den Nachtheil, dass durch die electrolytische Wirkung der thierischen Ströme die Zersetzungsproducte der Elektrolyse sich an den Platinblechen anhäuften und durch diese sogenannte Polarisation eine elektromotorische Gegenkraft hervorgerufen wurde, durch welche die schwachen Ströme sehr rasch zur Abnahme gebracht wurden. Es hat deshalb du Bois-Reymond die von J. Regnault erfundene Combination von amalgamirtem Zinkblech und gesättigter Zinklösung, welche vollständig frei von Ungleichartigkeiten und Polarisation ist, angewendet. Er hat sie

vollständig genau geprüft. Fig. 228 stellt die von du Bois-Reymond construirten unpolarisirbaren Electroden dar. Sie bestehen aus einem sehr schweren Stativ S, an welchem das Glasröhrchen G durch einen complicirten Apparat verschiebbar und drehbar befestigt ist. In dieses Glasröhrchen ragt ein amalgamirtes Zinkblech Z beinahe bis an das freie Ende. Dieses Zinkblech ist vollständig von der Unterlage durch Glasträger isolirt. Das Ende des Rohres ist durch einen mit physiologischer Kochsalzlösung durchfeuchteten Thonpfropf P geschlossen. Im Glasröhrchen umspült das Zinkblech concentrirte, neutrale Zinklösung. Hermann kocht die Zinklösung mit Zinkoxyd und bewahrt sie auch über Zinkoxyd auf, damit sicher jede Spur von freier Säure vermieden wird. Von dem Zinkblech führt ein Draht zum Galvanometer, etc. Diese Electroden sind in der verschiedensten Weise von verschiedenen Forschern modificirt worden, je nach den Versuchen, die von denselben angestellt worden sind; wir wollen hier nicht die zahllose Menge derselben anführen. In jüngster Zeit empfiehlt d'Arsonval*) mit Chlorsilber überzogene Silberdrähte, welche direct mit den thierischen Theilen in Berührung gebracht werden, oder die sich in einem Glasröhrchen mit physiologischer Kochsalzlösung befinden. Um die schwachen Ströme, welche die thierischen Theile geben, nachzuweisen, wurde ursprünglich der strömprüfende Froschschenkel, das sogenannte physiologische Rheoscop verwendet. Es ist dies der mit seinem Ischiadicus noch in Verbindung stehende Unterschenkel des Frosches, an welchem sich der aus dem Oberschenkel heraus präparirte und vom Becken abgeschnittene Hüftnerv befindet. Der Nerv wird jedoch nur durch die Schwankung des nachzuweisenden Stromes, vor allem bei der Schliessung und Oeffnung desselben erregt, und diese Erregung durch eine Muskelzuckung angezeigt. Ueber andauernden Strom und die Richtung desselben gibt diese Vorrichtung natürlich keine Anskunft. Das erste empfindliche Instrument, das zum Nachweis der thierischen Ströme benutzt worden ist, ist der Nobili'sche Multiplicator, der auch von du Bois-Reymond zu seinen Entdeckungen verwendet worden ist. Fig. 229 zeigt einen schematischen Durchschnitt durch die wesentlichen Theile dieses Instrumentes. Dasselbe besitzt das sogenannte astatische Nadelpaar ns und $n_1\ s_1$, welches sich zwischen den Drahtwindungen des Instrumentes befindet. Die beiden Magnetnadeln müssen vollkommen parallel sein; sie sind miteinander durch ein leichtes Stäbchen fest verbunden, und zwar so, dass der Nordpol (N) der einen über dem Südpol (S') der anderen liegt. Das System ist an einem Coconfaden aufgehängt. Wären ihre magnetischen Kräfte vollständig gleich, so konnte die Erde, da die Pole der Nadeln die entgegengesetzte Lage besitzen, auf dieselben keine Richtkraft ausüben. Man kann nun durch Streichen mit einer magnetisirten Nähnadel den Magnetismus der einen der Nadeln entweder verstärken oder schwächen und dadurch einen Unterschied in der magnetischen Kraft beider Nadeln hervorrufen. Je geringer der Unterschied, um so geringer ist die Richtkraft, welche die Erde auf dieses System ausübt, und um so leichter kann dasselbe durch einen Strom aus seiner Ruhelage gebracht werden. Wird ein solches an einem Coconfaden aufgehängtes Nadelpaar aus seiner Ruhelage gebracht und frei gelassen, so schwingt es in die Ruhelage zurück, bleibt nicht in derselben, sondern geht auf der anderen Seite über die Ruhelage in Folge seiner Trägheit hinaus und kehrt dann wieder zurück u. s. w. Es vollzieht also Schwingungen um die Ruhelage. Die Schwingungsdauer, d. h. die Zeit, welche das Nadelpaar zu einer Schwingung braucht, wird um so grösser sein, je geringer die zurückführende Kraft, das ist die Richtkraft,

---

*) A. D'Arsonval, Nouveaux appareils destinés aux recherches d'Electrophysiologie (Arch. de Phys. normal. et path. (5) I. pag. 423).

welche die Erde auf das System ausübt, ist. Man hat also in der Beobachtung der Schwingungsdauer ein Mittel in der Hand, um den Grad der Astasie zu beurtheilen. Longet und Matteucci hatten ein Instrument, bei welchem die Schwingungsdauer des astatischen Nadelpaares 70 Secunden war. Es müssen die magnetischen Achsen der beiden Magnetnadeln vollständig parallel sein, und es muss die Astasie des Systems eine hohe sein, Bedingungen, die nicht leicht zu erfüllen sind. Die Windungen des Multiplicators, der zu thierisch-electrischen Versuchen dient, sind sehr zahlreich, da der Widerstand der thierischen Theile, wie wir sehen werden, ein sehr hoher ist, so kann die Zahl der gut leitenden Metallwindungen eine sehr grosse sein, ohne dass die Stromstärke beträchtlich herabgesetzt wird, während andererseits durch Vermehrung der Windungszahl die Empfindlichkeit des Instrumentes bedeutend erhoht wird. Du Bois-Reymond hat zuerst Multiplicatoren mit 24 000 Windungen angewendet und später wurden solche mit 30 000 construirt. Das astatische Nadelpaar ist an einem Coconfaden aufgehängt und die Ebene desselben liegt, wenn der Multiplicator gut construirt ist, im magnetischen Meridian; die Ebenen der Drahtrollen

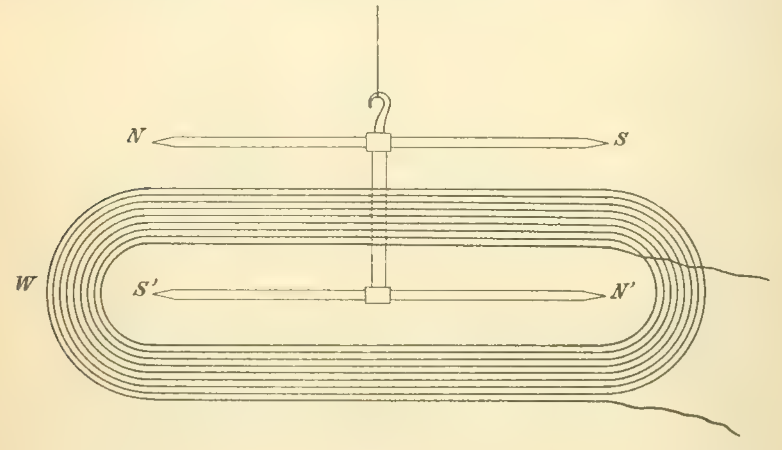


Fig. 229.

müssen dem magnetischen Meridian parallel sein. Der Draht der Drahtrollen ist ein sehr dünner, und ist eine möglichst grosse Zahl von Windungen in möglichster Nähe des Magnetes angebracht. Da die Empfindlichkeit des Instrumentes für die Muskelströme viel geringer zu sein braucht, als für die Nervenströme, so ist es in der Regel so eingerichtet, dass man bald nur die Hälfte, bald die gesammte Menge der Windungen in den Stromkreis einschalten kann. Das Instrument muss auf einer festen, unbeweglichen Console oder auf einem Steinpfeiler aufgestellt sein, an welcher Vorrichtung sich keine Eisentheile befinden dürfen, damit das astatische Nadelpaar durch diese nicht beeinflusst wird. Da die Astasie eine veränderliche Grösse ist und daher wiederum von Neuem hergestellt werden muss, wenn sie verringert worden ist, so verlangt der Gebrauch des Multiplicators viel Geduld und Zeit; ausserdem geräth das astatische Nadelpaar, wenn ein Strom dasselbe aus der Ruhelage abgelenkt hat, in Schwingungen und erst nach einer Zahl von Schwingungen oder nach Beruhigung mit einer magnetischen Nähnadel stellt sich das Nadelpaar in der neuen Ruhelage ein. Dadurch verlangt die Ablesung verhältnissmässig viel Zeit und bei der Veränderlichkeit der electrischen Erscheinungen an den thierischen Theilen ist dies von Nachtheil. In

neuester Zeit wird daher ein anderer Apparat, welcher zuerst von Meissner und Meyerstein*) construirt worden ist, angewendet, es ist das sogenannte Spiegelgalvanometer (Boussole). In Fig. 230 und 231 sind die wesentlichen Theile desselben gezeichnet. Dasselbe besitzt einen ringförmigen Magnet *M* (mit den Polen *n* und *s*), welcher in der Regel durch einen Aluminiumstab mit einem Spiegel *Sp* in fester Verbindung ist, der an einem Coconfaden aufgehängt ist. Man beobachtet im Spiegel mit Hülfe eines Fernrohres, das mit einem Fadenkreuz versehen ist, das Bild einer über dem Fernrohr angebrachten Scala. Jede Drehung des Spiegels und des damit verbundenen Magnets führt die Scalenstriche an dem Fadenkreuze des Fernrohres vorüber und kann daher sehr leicht beobachtet werden; oder es wirft der Spiegel das Bild eines hell erleuchteten feinen Spaltes auf eine einer grosseren Zahl

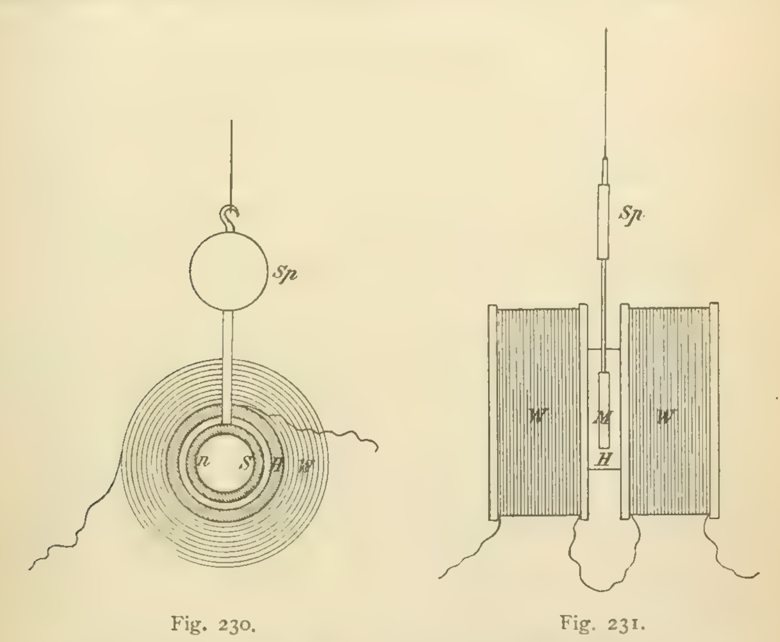


Fig. 230. Fig. 231.

von Beobachtern sichtbare Scala. Der Magnetring befindet sich in einem Kupfercylinder *H*, über welchen die Drahtrolle *W* entlang einer Schlittenvorrichtung geschoben und daher dem Magnet bald genähert, bald von demselben entfernt werden kann. Der Magnet stellt sich natürlich im magnetischen Meridian ein; die Ebenen der Drahtwindungen müssen ebenfalls dem magnetischen Meridian parallel sein. Der ganze Apparat befindet sich auf einem vor Erschütterung geschützten Consol oder Pfeiler, welcher von Eisenbestandtheilen frei sein muss, damit die Lage des Magnetes von denselben nicht beeinflusst wird. An dem Consol ist an einer Schiene verschiebbar ein kräftiger Magnetstab (Hauy'scher Stab), welcher auch um eine verticale Achse gedreht werden kann. Die magnetische Achse dieses Magnetes muss ebenfalls parallel dem magnetischen Meridian und so orientirt sein, wie sie durch die Erde eingestellt werden würde, wenn sie um die verticale Achse frei beweglich wäre, also die Achse einer Declinationsnadel vorstellen würde. Der Nordpol

*) Meissner und Meyerstein, Ztschr. f. rat. Med. (3) XI. S. 193.

muss, wie der der Declinationsnadel, nach dem Nordpol der Erde gerichtet sein. Da bekanntlich die Pole der Declinationsnadel denen der Erde entgegengesetzt sind, so ist auch die Wirkung dieses Magnetstabes auf einen benachbarten Magnet eine der der Erde entgegengesetzte. Je mehr dieser Stab dem Boussolenmagnet näher gebracht wird, um so mehr wird er der richtenden Kraft des Erdmagnetismus entgegenwirken, dieselbe schwächen und daher denselben Zweck erfüllen, wie die Anordnung der astatischen Nadeln beim Nobili'chen Multiplicator; nur kann bei der Boussole in bequemerer Weise durch Heranbringen des Hauy'schen Stabes die Richtkraft der Erde auf den Boussolmagnet beliebig klein gemacht werden. Die Lage des magnetischen Meridians sowohl wie die Intensität des Erdmagnetismus ist gewissen Schwankungen unterworfen, daher variirt der Nullpunkt bei der Spiegelboussole fortwährend und deshalb muss er immer wieder von Neuem in die Ruhelage zurückgeführt werden, was durch Drehung des Hauy'schen Stabes um eine verticale Achse bewirkt wird. Du Bois-Reymond hat die Einrichtung getroffen, dass man mit Hülfe eines Schnurlaufes vom Experimentirtische aus, ohne an die Boussole herantreten zu müssen, diese Reduction des Nullpunktes vollführen kann. Wir haben beim Multiplicator gesehen, dass die Nadeln, wenn sie aus ihrer Ruhelage durch einen Strom abgelenkt werden, Schwankungen um die neue Ruhelage ausführen und dadurch die Beobachtung der definitiven Ablenkung verhältnissmässig viel Zeit in Anspruch nimmt. Dies fällt bei der gedämpften Boussole mit periodischem Magnete weg*). In den um den Magnet befindlichen Kupfercylinder werden nähmlich durch den bewegten Magnet Strome inducirt, die der Bewegung des Magnetes gerade entgegen, also auf denselben abstossend wirken und dadurch den Magnet in seiner Bewegung gerade so hemmen, wie es der Fall ist, wenn sich derselbe z. B. in Oel bewegt. Es wird somit der Magnet aus der alten Ruhelage durch einen Strom in die neue Ruhelage allmählich übergeführt, und er bleibt sofort, ohne über die neue Ruhelage hinauszuschwingen, in derselben stehen, vorausgesetzt, dass er vollkommen aperiodisch ist. Da die Aperiodicität abhängt vom Trägheitsmomente des Magnetes, von der Dämpfung und von der Astasie und bei den Boussolen nur die letztere variirt werden kann, so hat man, um den Magnet aperiodisch zu machen, den Hauy'schen Stab allmählich so lange zu nähern, d. h. die Astasie so lange zu erhohen, bis der Magnet aperiodisch wird Es sind im Laufe der Jahre verschiedene Verbesserungen an diesem Instrumente angebracht worden**). In jüngster Zeit hat d'Arsonval***) die Construction zweier neuer Galvanometer mitgetheilt.

Der Multiplikator und das Spiegelgalvanometer gestatten die Stromintensität zu bestimmen. Ein von Lippmann angegebener Apparat, das Capillar-Electrometer†), gestattet die elektromotorische Kraft direct zu messen. In Fig. 232 sind die wesentlichen Theile desselben abgebildet. *A* ist ein in ein Capillarrohr *C* ausgezogenes Glasrohr. Das Capillarrohr reicht in das Glasrohr *B*. Sowohl in *A* als auch in *B*

*) Die Theorie und überhaupt die Art der Anwendung der Boussole ist von du Bois-Reymond in seinen gesammelten Abhandlungen, I., dargelegt.

**) L. Hermann. Ueber eine verbesserte Construction des Galvanometers für Nervenversuche. Arch. für die gesammte Physiologie. XXI. S. 430. Christiani. Bemerkungen zu L. Hermann's Mittheilung über eine verbesserte Construction des Galvanometers für Nervenversuche. Arch. für Anat. und Phys. 1880. S. 293. Siemens hat glockenförmige Magnete angewendet.

***) D'Arsonval Nouveaux appareils destinés aux recherches d'Electrophysiologie (Arch. de Physiol. normal. et patholog. (5) I., pag. 423).

†) Annal. de Phys. CXLIX., S. 551.

sind Platindrähte eingeschmolzen. Am Boden des unten geschlossenen Glasrohres *B* befindet sich Quecksilber, welches jedoch nicht an die Capillarmündung heranreicht. Das Glasrohr *A*, sowie dessen Capillarrohr, sind ebenfalls mit Quecksilber angefüllt. Ueber dem Quecksilber des Glasrohres *B* befindet sich verdünnte Schwefelsäure, welche eine Strecke über die Mündung des Capillarrohres *C* hinüberreicht. In dem Capillarrohr *C* befindet sich also Quecksilber und verdünnte Schwefelsäure. Der Meniskus der verdünnten Schwefelsäure befindet sich im Capillarrohr bei *M* unterhalb des Niveaus der verdünnten Schwefelsäure. Seine Lage wird durch ein Mikroskop beobachtet. Das Instrument ist nur zur Messung schwacher elektromotorischer Kräfte, also besonders für elektro-physiologische Zwecke geeignet.

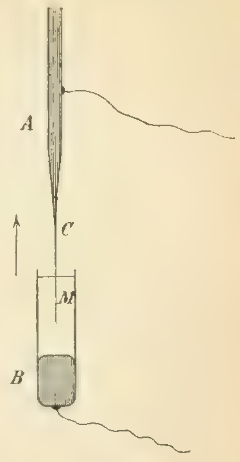


Fig. 232.

Die Ströme werden in der Richtung des Pfeiles durch den Apparat gesendet und zwar so, dass die positive Elektricität in das Capillarrohr sich hineinbewegt, gegen das in demselben befindliche Quecksilber. Der Meniskus ist also die Kathode des Stromes in der verdünnten Schwefelsäure. Durch die elektrolytische Wirkung des Stromes auf die Flüssigkeit werden die Producte der Elektrolyse an den beiden Quecksilberoberflächen abgeschieden, dadurch diese Niveaus polarisirt; es tritt eine electromotorische Gegenkraft, die der Polarisation auf, welche den ursprünglichen Strom annullirt. Bei der Messung mit dem Capillarelectrometer durchströmt somit die thierischen Theile kein durch den Apparat gehender Strom. Da der Meniskus in dem Capillarrohr als Kathode mit Wasserstoff geladen und dadurch die Capillaritätsconstante vergrossert, und in Folge dessen ebenfalls die Depression vergrössert wird, so rückt der Meniskus aus seiner Ruhelage und man kann die Grösse der electromotorischen Kraft bestimmen, entweder durch Messung der Grösse der Abweichung des Meniskus aus der Ruhelage oder des Druckes, welcher nothwendig ist, um das Quecksilberniveau wieder in die frühere Stellung zurückzubringen. Das Capillarelectrometer ist deshalb wichtig, weil es auch den verschiedensten Stromschwankungen vollständig genau folgt, was bei den früher erwähnten Instrumenten der Trägheit der Magnete wegen nicht der Fall ist. So hat Fr. Gotch und O. Horsley*) einen Strom, welcher nur 0,0000003 Ampère stark war, noch während einer Schliessungsdauer von eintausendstel Secunde mit dem Capillarelectrometer beobachtet Martius**) wies nach, dass die Capillarelectrometerkuppe bei schnellsten Schwingungen (bis zu 100 Schwingungen per Secunde) isochron mit den oscillirenden Strömen auf- und niedergeht.

In der Anwendung dieses Instrumentes hat man dadurch einen grossen Fortschritt gemacht, dass man mit Hilfe der Photographie die rasch vorübergehenden Aenderungen dieses Instrumentes fixirt. So hat Burdon-Sanderson***) das Bild

*) Fr. Gotch and V. Horsley. Observations upon the electromotive changes in the mammalian spinal cord following electrical excitation of the cortex cerebri, Preliminary Notice, Proceed. Roy. Soc. XLV., pag. 18.

**) Fr. Martius. Historisch-kritische und experimentelle Studien zu Physiologie des Tetanus. Arch. f. Anat. u. Physiol., 1883, S. 542.

***) J. Burdon-Sanderson. Photogr. Darstellung der mechanischen und electrischen Veränderungen, welche während der sogenannten Latenzzeit im Muskel stattfinden. Centralblatt für Physiologie, IV., S. 185.

eines Quecksilberfadens im Capillarrohre eines Capillarelectrometers auf einen hell beleuchteten Spalt geworfen, hinter welchem die photographische, empfindliche Platte, an der Linse eines Pendelmyographions befestigt, vorüber bewegt wurde. Auf der photographischen Platte finden sich nun die geringsten Veränderungen in der Länge des Quecksilberfadens abphotographirt, damit konnte er sehr genau den Moment des Eintrittes der galvanischen Veränderungen bei der Erregung des Nerven bestimmen, wie wir später sehen werden. Wir kommen zu einem Instrumente, das eine viel ausgedehntere Anwendung in der Electro-Physiologie verdient, als es in der That findet. Es ist das Quadrant-Electrometer von Thomson, das meines Wissens nur bei 2 Versuchsreihen im Gebiete der thierischen Electricität verwendet worden ist[*]). Das Instrument dient dazu, um sehr geringe electrische Spannungen nachzuweisen; es kann daher für thierisch-electrische Versuche zur Messung der electrischen Spannung, also der electromotorischen Kraft benützt werden, wobei man vollkommen unabhängig

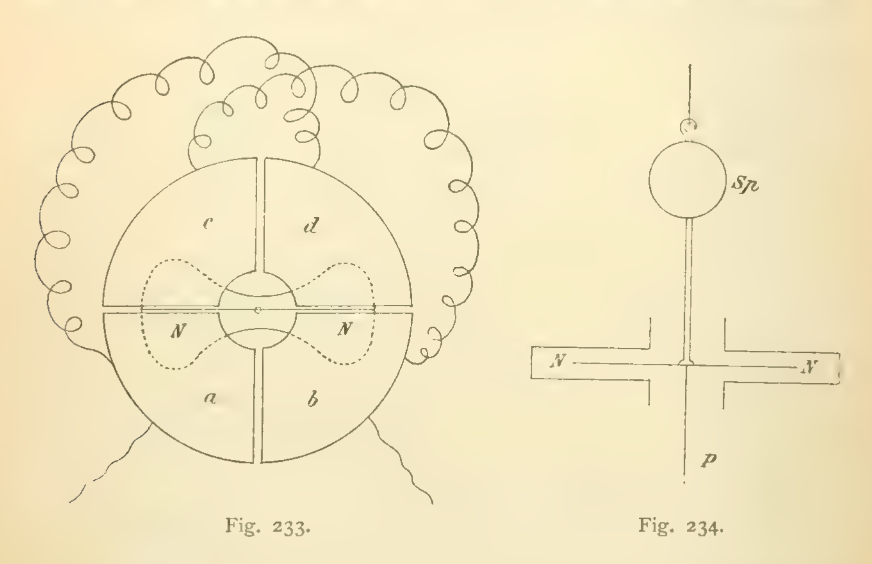


Fig. 233. Fig. 234.

von Leitungswiderstand und Polarisation ist, welche beide so häufig bei thierisch-electrischen Versuchen störend einwirken.

Die wesentlichen Theile des Quadrant-Electrometers sind in Figg. 233 und 234 dargestellt. Dasselbe besteht aus einem sehr niedrigen, beiderseits geschlossenen Metallcylinder, der durch zwei aufeinander senkrechte Schnitte in vier Quadranten *a*, *b*, *c* und *d* zerlegt ist. Die Quadranten sind in ihre ursprüngliche Lage wieder zurückgebracht, aber von einander und von der Umgebung vollständig isolirt. In der Mitte besitzen sie einen runden Ausschnitt. In dem Cylinder befindet sich die lemniscatenförmige, aus dünnstem Aluminiumblech gebildete Nadel *N*, die nach aufwärts durch ein Metallstäbchen mit dem Spiegel *Sp* verbunden ist, welcher an einem Häkchen an zwei Coconfäden aufgehängt ist. Nach abwärts ist die Nadel mit einem Platindrahte in leitender Verbindung und dieser verbindet die Nadel mit dem inneren Beleg einer Leydnerflasche, welche eine möglichst constante Ladung besitzt; es hat deshalb die Nadel *N* stets eine gewisse Menge freier Elektricität. Zwei diagonal gegenüber-

*) Engelmann. Arch. für die gesammte Phys., V., S. 204.

liegende Quadranten des Metallcylinders sind unter einander leitend verbunden. So lange die Quadranten unelektrisch sind oder qualitativ und quantitativ gleiche Ladung besitzen, hat die Nadel N die in Fig. 233 gezeichnete Lage. Sobald aber das eine Quadrantenpaar eine geringe elektrische Ladung erhält, wollen wir annehmen, dieselbe wäre positiv, ebenso wie die der Nadel N, so wird die Nadel abgelenkt werden aus dieser Lage, indem sie aus dem geladenen Quadranten herausgestossen wird. Die Ablenkung ist natürlich, wenn dieselbe keine beträchtliche ist, proportional dem Producte der Ladung der Nadel und der des geladenen Quadrantenpaares, und sie kann sehr leicht mit Hilfe des Fernrohres und des Spiegels Sp, wie bei dem Spiegelgalvanometer, bestimmt werden. Das Instrument wird in der Regel so angewendet, dass das eine Quadrantenpaar mit dem Theile, dessen Spannung gemessen werden soll, in leitende Verbindung gesetzt wird, während das andere Quadrantenpaar zur Erde abgeleitet ist. Zum Nachweis der Strome kann auch das Bell'sche Telephon benutzt werden, dessen Construction bekannt ist und daher hier nicht angeführt zu werden braucht. Ebenso kann man, wie es Brücke gethan hat, die Inductionswirkung

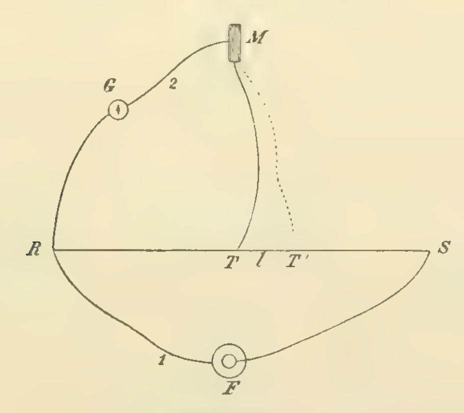


Fig. 235.

der thierisch-electrischen Ströme benutzen; es können aber sowohl durch das Telephon als durch die zuletzt angeführte Methode nur Stromschwankungen beobachtet werden. Wir müssen noch Instrumente anführen, welche man bei der Messung der bei Erzeugung von galvanischen Strömen betheiligten Factoren benutzt. Die electromotorische Kraft kann, wie wir gesehen haben, durch das Capillar- und das Thomson'sche Electrometer bestimmt werden; Du Bois-Reymond benutzte die von Poggendorff zuerst angewendete Compensationsmethode, um auch mit Hilfe eines Galvanometers und eines besonderen Apparates, des Compensators, die electromotorische Kraft zu bestimmen. In Fig. 235 ist die Verbindung der Apparate bei Anwendung der Compensationsmethode schematisch angegeben. RS ist ein Platindraht, dessen Enden mit den Polen des Elementes E verbunden sind. Diesen Stromkreis wollen wir als Stromkreis I bezeichnen. Der Muskel M, dessen electromotorische Kraft wir bestimmen wollen, ist vom Längsschnitte zu dem Ende R abgeleitet und in diese Leitung das Galvanometer G eingeschaltet. Der Querschnitt ist mit dem Schieber T in Verbindung, welcher dem Platindraht entlang verschoben werden kann. Diesen zweiten Stromkreis wollen wir als Stromkreis II bezeichnen. Man verschiebt den Schieber T nun solange, bis endlich das Galvanometer wieder auf Null einsteht und somit durch

Stromkreis II kein Strom sich ergiesst. Das findet offenbar dann erst statt, bis die electromotorische Kraft des Muskels M gleich ist der elektrischen Differenz, welche zwischen den Punkten R und T des Platindrahtes besteht und der durch die electromotorische Kraft des Muskels hervorgerufene Strom entgegengesetzt ist dem Zweigstrom, welcher aus dem Stromkreis I durch T und R in den Stromkreis II sich ergiesst. Es findet also bei Bestimmung der electromotorischen Kraft ebenfalls keine Bewegung der Electricität im thierischen Theile statt, die durch die Apparate ihren Weg nimmt, und im Stromkreis I kreist der Strom des Elementes E geradeso, als ob eine Nebenschliessung nicht zugegen wäre. Um somit die electromotorische Kraft des Muskels M zu bestimmen, haben wir nur nothwendig, die electrische Spannung der Punkte R und T des Platindrahtes zu bestimmen. Nun wissen wir, dass, wenn ein Leiter, welcher überall gleichen Querschnitt und gleichen Widerstand besitzt, in einen Stromkreis eingeschaltet ist, sich die electrischen Spannungen zwischen den einzelnen Punkten desselben zu einander so verhalten wie die Länge der zwischen ihnen befindlichen Abschnitte des Leiters. Wenn ich also bei der Compensation einer electromotorischen Kraft den Schieber bei T stehen hatte und bei der einer zweiten bei T' stehen habe, so verhält sich die Spannung zwischen R und T zur Spannung zwischen R und T', wie $RT : RT'$; da sich geradeso die gemessenen electromotorischen Kräfte verhalten, so kann man an dem Platindraht, wie du Bois Reymond*) ganz richtig bemerkte, die electromotorischen Kräfte geradeso messen, wie das Zeug an der Elle. Aber nicht nur zwei electromotorische Kräfte kann man an diesem Apparate mit einander vergleichen, sondern man kann mit Hilfe der von Boscha angewandten Modification auch die zu bestimmende electromotorische Kraft mit der des Daniell-Elementes, welches in der Compensator-Vorrichtung eingeschaltet ist, direct vergleichen. Wir wollen auf die Entwicklung der mathematischen Sätze nicht eingehen, dieselben sind sehr einfach, sie sind in du Bois-Reymond's gesammelten Abhandlungen enthalten. Wenn e die zu messende Kraft ist, E die des Daniell-Elementes, w der Widerstand des Stückes RT des Platindrahtes und w' der des übrigen Theiles des Stromkreises I, also des Stückes $REST$, so ist $e = E\frac{w}{w+w'}$. Nach der ersten Compensation schaltet man zwischen E und S des Stromkreises I mit Hilfe eines Siemens'schen Rheostaten den Widerstand l' ein; es wird dann die Spannung in dem Platindrahte RS verändert und es muss der Schieber von T nach T' verschoben werden, damit die Galvanometernadel wieder auf Null einspielt. Der Widerstand des Stückes TT' ist bekannt, er sei gleich l. Da bei der zweiten Compensation der Widerstand w der ersten dem Widerstand $w + l$ der zweiten Compensation und das w' der ersten Compensation dem $w' + l' - l$ entspricht, so ist nach der vorhergehenden Gleichung $e = E\frac{w+l}{w+l+w'+l'-l}$; aus beiden Gleichungen lässt sich w und w' entfernen und man erhält $e = E\frac{l}{l'}$. Da somit l und l' bekannte Grössen sind, so ist durch die letzte Gleichung die Grösse der zu messenden electromotorischen Kraft im Vergleiche zu der des Daniell'schen Elementes gegeben. Der Widerstand der thierischen Theile wird mit Hilfe der sogenannten Wheatstone'schen Brücke gemessen. Fig. 236. Auf einem Brette befinden sich von einander isolirt die Schrauben a, b, c, d, e, f, g und h, zwischen den Schrauben ab und bd sind Drähte eingeschaltet, die vollständig gleichen Widerstand besitzen. Ebenso haben die Drähte ae, fc, cg und hd gleichen Widerstand. Zwischen den Klemmen c und b ist das Galvanometer G eingeschaltet. Die Pole eines Elementes sind mit den Klemmen a und d verbunden.

*) Siehe du Bois-Reymond: Gesammelte Abhandlungen II.

Die Nadel des Galvanometers steht bekanntlich dann auf Null ein, wenn sich der Widerstand in *ab* zu dem Widerstand in *bd* verhält, wie der Widerstand in *ac* zu dem Widerstand in *cd*. Da die Widerstände *ab* und *bd* gleich sind, so müssen zunächst auch die Widerstände *ac* und *cd* gleich sein. Da die Widerstände $ae + fc$ gleich sind den Widerständen $cg + hd$, so sind auch die Widerstände *ef* und *gh* gleich. Man hat also nur nothwendig, den thierischen Theil, dessen Widerstand man messen will, zwischen *ef* zu bringen und in einem Rheostaten, der zwischen *g* und *h* eingeschaltet wird, so lange Widerstand einzuschalten, bis die Nadel auf Null einsteht. Der Widerstand des Rheostaten ist dann gleich dem Widerstand des thierischen Theiles. Es ist jedoch hierbei sehr zu beachten, ob nicht in dem thierischen Theile vom Hause aus oder während der Durchstromung elektromotorische Kräfte zugegen sind.

Wir haben gesehen, dass das Capillar-Electrometer das geeignetste Instrument ist, um rasch vorübergehende galvanische Erscheinungen anzuzeigen und man kann

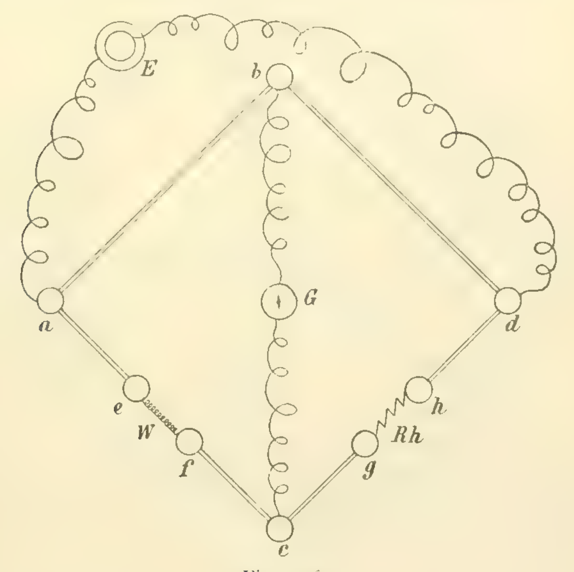


Fig. 236.

es deshalb verwenden, wie die früher erwähnten Versuche von Burdon-Sanderson zeigen, um auch den Moment des Eintrittes einer solchen Veränderung feststellen zu können. Bevor diese höchst werthvolle Eigenschaft des Capillarelectrometers bekannt war, versuchte man mit Hilfe anderer Instrumente denselben Zweck zu erreichen, welcher darin besteht, den Beginn einer galvanischen Erscheinung, welche dem Nerven- oder Muskelreiz folgt, nach der momentanen Einwirkung dieses Reizes zu bestimmen. Zu dieser Klasse von Instrumenten gehört dasjenige, welches zuerst diese Frage vollkommen löste, das Differential-Rheotom von Bernstein. Die wesentlichen Theile desselben sind in Fig. 237 dargestellt. Durch die Drähte *a* und *b* fliesst der Reizstrom und durch die Drähte *a'* und *b'* fliesst der vom thierischen Theile abgeleitete Strom des Boussolkreises. Der wesentliche Theil des Instrumentes ist ein drehbares Rad, das in der Figur dunkler gezeichnet ist, an welchem der Stift *c* angebracht ist. Sobald dieser über den quergespannten Platindraht des Schiebers *d* streift, wird der Reizstrom in diesem Momente geschlossen. Ausserdem finden sich an der gegenüber-

liegenden Seite des Rades zwei miteinander leitend verbundene Stifte c_1 und c_2. Diese Stifte gleiten über die Quecksilbergefässe q_1 und q_2. In diesen befindet sich soviel Quecksilber, dass die konvexe Kuppe desselben über die Näpfe hervorragt. Es werden also die Stifte über die Gefässe weggleiten, ohne die Ränder derselben zu berühren und doch in die Kuppe des Quecksilbers eintauchen. Da die Enden des Boussolkreises a_1 und b_1 mit den Quecksilbergefässen q_1 und q_2 in Verbindung stehen, so wird der Boussolkreis geschlossen, wenn beide Spitzen c_1 und c_2 gleichzeitig in das Quecksilber tauchen. Je mehr die Quecksilbergefässe, welche auf den Radien p_1 und p_2 gegeneinander verschoben werden konnen, aneinander vorübergeführt werden, umsomehr wird die Zeit, während welcher die Spitzen gleichzeitig in das Quecksilber

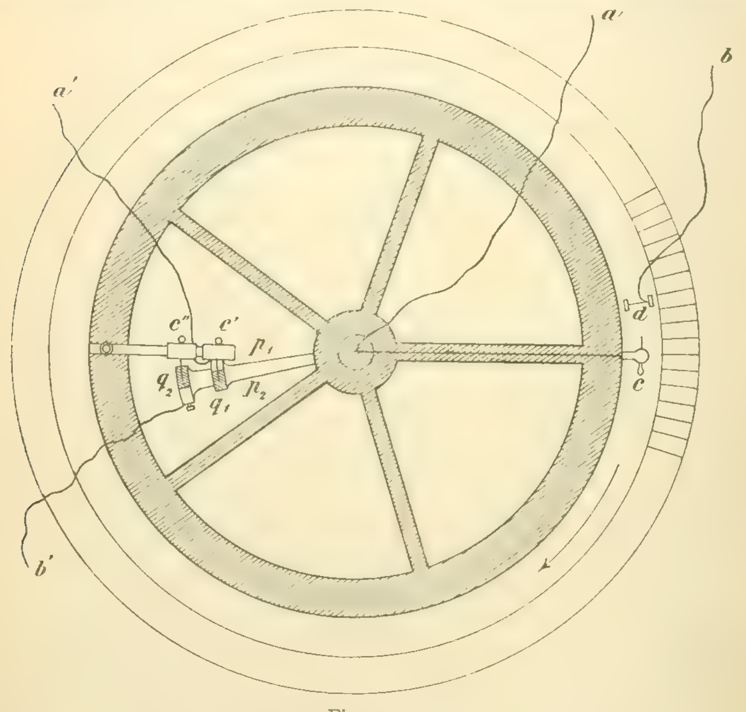


Fig. 237.

tauchen, also die Schliessungszeit des Boussolkreises verkürzt werden konnen, bis endlich die Quecksilbergefässe so weit gegeneinander verstellt sind, dass kein gleichzeitiges Eintauchen, daher kein Schluss des Boussolkreises mehr möglich ist. Hierdurch kann man die Schliessungsdauer des Boussolkreises zwischen $^1/_{20}$ der Umlaufszeit und Null variiren. Ist der Schieber d so gestellt, dass im Moment des Schlusses des Reizkreises auch schon der Boussolkreis geschlossen wird, so wird, wenn gleichzeitig mit der Reizung eine galvanische Veränderung auftritt, dieselbe im Boussolkreis erscheinen. Tritt die letztere aber später ein, so kann sie im Boussolkreis noch nicht erscheinen. Der Schieber d muss gegen den Sinn der Raddrehung an der Scala des Rheotoms verschoben werden bis der Boussolschluss so spät nach der Reizung eintritt als die galvanische Erscheinung. Der Rheotomkreis ist in tausend Theile getheilt. Ein Theilstrich entspricht also $^1/_{1000}$ der Umlaufszeit und man kann daher sehr leicht

aus der nothwendigen Verstellung des Schiebers, welche an der Scala abgelesen wird, die Zeitdifferenz zwischen Reizung und Boussolschluss, also Auftritt der galvanischen Erscheinung, bestimmen. Wir haben nun bemerkt, dass das astatische Nadelpaar des Multiplicators, oder der Magnet der gewöhnlichen Boussole zu träge ist, um die rasch vorübergehenden galvanischen Erscheinungen, welche bei der Reizung thierischer Theile auftreten, anzuzeigen. Es würde also beim Differential-Rheotom, wenn nur eine momentane Reizung stattfindet, die galvanische Erscheinung am trägen Apparate nicht beobachtet werden können. Wird aber das Rheotomrad sehr rasch gedreht, so erfolgt eine grosse Zahl von galvanischen Erscheinungen, die auf die Boussole rasch nacheinander einwirken, und so wird durch Summation der Einzelwirkungen die Totalwirkung auf die Boussole vergrössert. Auf diese Weise wurde es Bernstein möglich, mit Hilfe dieses Apparates den Moment des Eintrittes sehr kurz dauernder galvanischer Erscheinungen genau zu bestimmen. Es ist hierbei vorausgesetzt, dass bei einer Reihe von Reizungen, die nacheinander ausgeübt werden, immer in derselben Zeit nach dem Reizmomente auch die galvanische Veränderung auftritt Ausserdem ist ceteris paribus bei constanter Umlaufszeit die Intensität der galvanischen Wirkung

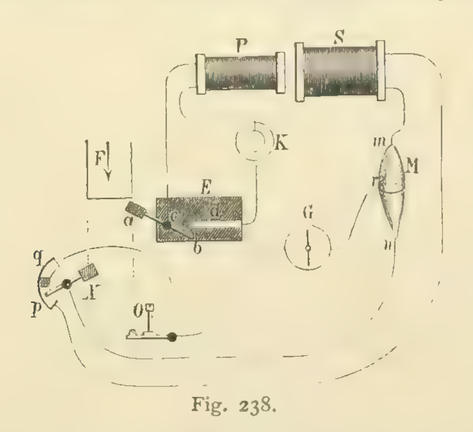


Fig. 238.

im Boussolkreise proportional der Intensität der einzelnen galvanischen Erscheinungen. Verbessert wurde das Rheotom von Hermann*). Vor allem aber in jüngster Zeit von Schönlein**). Schönlein hat den Quecksilbercontact, der unsicher ist, beseitigt und durch Platinstreifen ersetzt und durch besonders genaue Versuche festgestellt, dass das Instrument dadurch nicht an Leistungsfähigkeit verliert. Ferner hat er dadurch, dass er das Rad viel massiver machte, das Trägheitsmoment so bedeutend erhöht, dass die kleinen Stösse beim Gleiten der Stifte über die Drähte oder Bleche die Geschwindigkeit nicht merkbar verändern. Endlich ist noch ein anderer von Hermann zu demselben Zweck construirter Apparat zu erwähnen. Es ist das Hermann'sche Fallrheotom. Die Anordnung des Versuches mit Hilfe dieses eben erwähnten Apparates ist in Fig. 238 gegeben. Hermann hat bei diesem Versuche ein Galvanometer verwendet, dessen Empfindlichkeit er so erhöht hat, dass es im Stande war, eine einzelne solche galvanische Veränderung, die einem Momentreize

*) L. Hermann, Notiz über eine Verbesserung am repetirenden Rheotom. Arch. f. d. gesammte Physiol. XXVII. S. 289.

**) K. Schönlein, Versuche über den zeitlichen Verlauf des Muskelstromes im Tetanus. Pflüger's Arch. XLV. S. 134.

des Muskels folgte, anzuzeigen. Er hat beim Spiegelgalvanometer die Dämpfung beseitigt und ausserdem das Gehänge (Magnet und Spiegel) ausserordentlich leicht gemacht.

Der schwere Messingklotz *f* seines Fallrheotoms fallt von bestimmter Höhe und es ist deshalb dessen Geschwindigkeit an den verschiedenen Orten der Fallschiene genau bekannt. Derselbe schliesst durch den Hebel *a b* zuerst den Reizstrom, hierauf durch den Hebel *x* den Boussolkreis und hierauf durch Abheben des Hebels *O* öffnet derselbe wieder den Boussolkreis. Durch Verstellung dieser drei Hebel an der Fallschiene des Klotzes konnen die Zeitintervalle zwischen den einzelnen Schliessungen und der Oeffnung untereinander beliebig variirt werden, so dass man also beliebig lang durch eine kekannte Zeit den Boussolkreis schliessen kann und in einer beliebig langen, bestimmt bekannten Zeit, nach der Schliessung des Reizkreises auch den Boussolkreis schliessen und öffnen kann. Es erfüllt dieses Fallrheotom denselben Zweck, wie das Differentialrheotom, nur wirkt ein einziger Stromstoss auf das Galvanometer, während bei dem repetirenden Rheotom eine grosse Zahl solcher Veränderungen auf das Galvanometer einwirkt. Es kann mit Hilfe dieses Apparates ebenfalls der Zeitpunkt des Eintrittes der galvanischen Erscheinungen nach momentanem Reize bestimmt werden.

Bevor wir zu den galvanischen Erscheinungen, die an den thierischen Theilen auftreten, selbst übergehen, müssen wir zuerst das Verhalten der thierischen Gewebe zu den elektrischen Strömen erörtern.

Die thierischen Theile sind von einer, organische und anorganische Salze enthaltenden Flüssigkeit durchtränkt und es wird daher jeder Strom, der durch diese Theile hindurch tritt, elektrolytische Wirkung ausüben. Es werden sich daher an den Elektroden die Produkte der Electrolyse abscheiden und eine dem Strome entgegen wirkende elektromotorische Kraft bedingen. Peltier hat zuerst das Vorkommen der sogenannten inneren Polarisation in thierischen Geweben nachgewiesen und du Bois-Reymond hat diese Beobachtung bestätigt. Er hat alle electromototorischen Kräfte, welche in Folge der Durchströmung im thierischen Gewebe auftreten, als »secundär elektromotorische Wirkung« bezeichnet*). Diese Erscheinung findet sich sowohl an lebenden als todten Thieren.

Der elektrische Strom äussert noch eine andere Wirkung auf die thierischen Gewebe, und ist es dabei auch gleichgiltig, ob dieselben lebend oder todt sind. Stärkere Ströme führen das Wasser, wenn sie

*) du Bois-Reymond. Ueber secundär-electromotorische Erscheinungen an Muskeln, Nerven und electrischen Organen. Sitzb. d. Berl. Acad. 1883 S. 443.

L. Hermann. Ueber sogenannte secundär-electromotorische Erscheinungen an Muskeln und Nerven. Arch. f. d. ges. Physiol. XXXIII, S. 103

E Hering mit W. Biedermann. Ueber Veränderungen des electromotorischen Verhaltens der Muskeln in Folge electrischer Reizung. Sitzb. d. Wiener Akad. 3. Abth. LXXXVIII. S. 415.

E. Hering. Ueber du Bois-Reymond's Untersuchung der secundär-electromotorischen Erscheinung am Muskel. Sitzb. d. Wiener Acad. LXXXVIII. S. 445.

E. du Bois-Reymond. Untersuchungen über thierische Electricität.

J. Bernstein. Ueber den zeitlichen Verlauf der Depolarisation im Muskel. Unters. a. d. physiol. Inst. d. Univ. Halle. Heft 2 S. 196.

feuchte poröse Stoffe oder Gewebe durchströmen, zum negativen Pole. Es wird daher am positiven Pole, an der Anode, der feuchte, von einem starken Strome durchflossene thierische Theil wasserarm und daher der Querschnitt desselben an der Anode verringert, derselbe also eingeschnürt und infolge dessen tritt, durch die Verkleinerung des Querschnittes bedingt, ein grosser Widerstand auf. Diesen Widerstand bezeichnet du Bois-Reymond als secundären Widerstand. Die Erscheinung, welche auch als Porret'sches Phanomen bezeichnet wird, ist also eine Folge der »kataphorischen Wirkung« des elektrischen Stromes. Eingehender wurde die Erscheinung von H. Munk*) studirt. Remak beobachtete, dass der Widerstand der menschlichen Haut bei Durchleitung eines starken Stromes auf ein Dreissigstel seiner ursprünglichen Grösse sinkt**). Die Erscheinung beruht ebenfalls auf der kataphorischen Wirkung des elektrischen Stromes, indem Wasser aus der angefeuchteten Elektrode oder je nach der Stromrichtung aus dem unten liegenden Gewebe in das wasserärmere Gewebe der Haut transportirt und dadurch der Widerstand derselben herabgesetzt wird. Von den drei an den galvanischen Erscheinungen betheiligten und durch das Ohm'sche Gesetz verknüpften Faktoren, die Stromstärke, die elektromotorische Kraft und der Widerstand wollen wir zuerst den letzteren in Betracht ziehen. In der alteren Zeit, als noch keine guten experimentellen Methoden zur Verfügung standen, sind nur Hypothesen aufgestellt worden. So wurde z. B. angenommen, dass die Nerven so gut wie Metalle leiten. So bald die ersten Experimente über diesen Gegenstand angestellt worden sind, ist natürlich dieser Hypothese sofort widersprochen worden. Zuerst hat man den allgemeinen Widerstand des thierischen Körpers bestimmt, später erst wurde der der einzelnen Theile desselben festgestellt, so durch Heidmann, Person, Matteucci, Eckhard, Ranke und andere. Ranke***) findet mit Hilfe der Wheatstone'schen Methode den Widerstand der Kaninchen-Muskel 3 Millionen mal so gross als den des Quecksilbers; er findet den Widerstand des Nerven und des Muskels gleich. Ueberhaupt geht aus den Versuchen der verschiedenen Experimentatoren hervor, dass der Widerstand sämmtlicher thierischer Theile (Nerven, Muskel, Sehnen, Knorpel u. s. w.) ein sehr bedeutender ist, welcher der Durchfeuchtung derselben mit verdünnter Salzlösung entspricht.

Vor allem ist die von Hermann gemachte Beobachtung anzuführen, dass der Querwiderstand lebender Muskel und Nerven bedeutend grösser ist als der Längswiderstand und der der übrigen thierischen Theile.

*) H. Munk, im Arch. f. Anat. und Physiol. 1873. S. 241.

**) G. Gärtner. Untersuchungen über das electrische Leitungsvermogen der menschlichen Haut. Wiener med. Jahrb. 1882. S. 519.

***) J. Ranke. Der galvanische Leitungswiderstand des lebenden Muskels. Ansbach 1862. Tetanus, Leipzig 1865.

Er findet den Längswiderstand der Muskel zwei und ein drittel Millionen mal so gross als den des Quecksilbers, den Querwiderstand jedoch 15 Millionen mal so gross. Der Querwiderstand ist im Allgemeinen 4,4 bis 9,2 mal so gross als der Längswiderstand. Sobald die Muskeln todtenstarr sind, ist der grössere Querwiderstand verschwunden und auf den Betrag des Längswiderstandes herabgesunken. Er erklärt diese Erscheinung durch die stärkere innere Polarisation des lebenden Muskels und findet die Ursache derselben in einem Gegensatze zwischen der Hülle der Muskelfaser und dem Inhalt derselben während des Lebens; als Beweis für diese Ansicht führt er an, dass der lebende Muskel nach der Querdurchstromung einen grösseren Polarisationsrückstand zeigt als nach der Längsdurchströmung. Ferner wächst der Querwiderstand anfangs bei der Verstärkung der Stromstärke des durchgeleiteten Stromes (des polarisirenden Stromes) bis zu einem Maximum, ohne darüber hinaus zu gehen, eine Erscheinung, welche der Polarisation eigenthümlich ist Bei den Nerven ist der Längswiderstand nach Hermann zwei und eine halbe Million so gross als der des Quecksilbers, nicht viel verschieden von dem des Muskels; der Querwiderstand des lebenden Nerven ist jedoch zwölf und eine halbe Million mal so gross als der des Quecksilbers, er kann fünf mal so gross sein als der Längswiderstand. Wird der Nerv getodtet durch Kochen, so sinkt der Querwiderstand herab, jedoch nie bis zur Grösse des Längswiderstandes. Er bleibt immer noch 2 bis 2,8 mal so gross im todten Nerven als der Längswiderstand. Auch diese beim Nerven vorkommende Erscheinung erklärt Hermann durch innere Polarisation. Dass nicht der faserige Bau der Nerven und Muskeln die Ursache der Erscheinung ist, zeigt das Verhalten der Sehnen, die denselben Widerstand, sowohl in der Längs-, wie in der Querrichtung besitzen, welcher gleich ist dem Widerstand der übrigen thierischen Theile, also auch dem Längswiderstande des Muskels und Nervs. Die Beobachtungen von Hermann sind durch Chapmann und Brubacker*) bestätigt worden.

Der ganze thierische Körper sowohl wie die einzelnen aus demselben entfernten noch lebenden Organe zeigen elektromotorische Erscheinungen. So sagt du Bois-Reymond in seinen Untersuchungen über thierische Elektricität II. S. 206: »Es scheint, als ob dem Dasein von schwachen Strömen zwischen Längsschnitten und Querschnitten derselben, trotz der Abwesenheit irgend einer mechanischen Leistungsfähigkeit, wie bei der Sehne, dem elastischen Gewebe, der Schluss zu entnehmen sei, dass mehr oder minder zwischen dem Aeussern und Innern der feineren Bestandtheile **sämmtlicher** Gewebe ein Gegensatz herrsche, der sich als Strom auszusprechen vermöge.« Die Erscheinungen an Knochen, Sehnen, Knorpeln u. s. w. haben eine viel geringere Intensität als die an den Muskeln, Nerven und die in jüngster Zeit an den Drüsen beobachteten. Auch ist die Gesetzmässigkeit der letzteren eine viel durchsichtigere. Wir werden uns deshalb in unseren Betrachtungen vorzüglich mit den Erscheinungen an Muskeln, Nerven und Drüsen beschäftigen.

---

*) H. C. Chapmann and A. P Brubacker, Researches on general nerve muscle physiolog. Proceed. Acad. nat. sc. Philadelphia 1888.

L. Hermann. Ueber den Längs- und Querwiderstand der Muskeln. Pflüger's Arch. XXXIX. S. 490.

Galvanisches Verhalten der Nerven.

Im Jahre 1843 hat du Bois-Reymond die ersten Mittheilungen über die galvanischen Erscheinungen an Nerven publicirt (l. c.). Als bestes Object zur Untersuchung wird der Ischiadicus des Frosches benutzt. Derselbe wird aus dem Oberschenkel ohne Verletzung herauspräparirt und in der Kniekehle und an dem Becken durch je einen Querschnitt von den übrigen Theilen getrennt. Ist, wie Fig. 239 zeigt, *q* der Querschnitt und *l* der Längsschnitt eines solchen Nerven und endlich *aeq* der Aequator, d. h. der geometrisch mittlere Querschnitt des Nerven, so beobachtet man, wenn man mit Hilfe der Thonspitzen vom Längs- und Querschnitt des Nerven durch das Galvanometer ableitet, einen Strom, welcher vom Längsschnitte durch das Galvanometer zum Querschnitte des Nerven und in diesen vom Querschnitte zum Längsschnitte kreist, wie die Pfeile der Figur andeuten. Die Stromstärke ist eine um so bedeutendere, je weiter der abgeleitete Längsschnittpunkt vom Querschnitt, und je näher er dem Aequator liegt. Legt man beide Spitzen

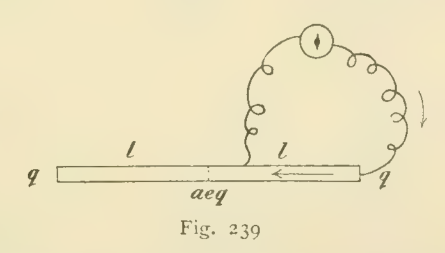


Fig. 239

an den Längsschnitt an, so findet man ebenfalls einen Strom, und zwar nimmt derselbe, wenn der eine Punkt näher dem Querschnitt und der andere näher dem Aequator ist, von dem dem Aequator näheren Punkte seinen Lauf durch das Galvanometer zu dem dem Querschnitte näheren Punkte. Es ist also ein sogenannter schwacher Längsschnittstrom. Leitet man von beiden Querschnitten ab, so erhält man häufig gar keinen Strom oder nur einen sehr schwachen. Leitet man von zwei vom Aequator gleich weit entfernten Punkten ab, so erhält man ebenfalls keinen Strom. Es verhält sich also der Aequator positiv gegen alle übrigen Punkte des Nerven, der Querschnitt negativ gegen alle Punkte des Längsschnittes, wobei die Punkte des Längsschnittes um so weniger positiv gegenüber dem Querschnitte erscheinen, je näher sie dem Querschnitte liegen.

Diese Beobachtungen sind an den Nerven sämmtlicher Nervenarten der Thiere gemacht worden, sowohl bei Kaltblütern als bei Warmblütern, an gemischten, an motorischen, an sensiblen Nerven, an Rückenmarkswurzeln der Nervenstämme, wobei sich kein Unterschied der vorderen und hinteren Wurzeln herausgestellt hat. Hervorzuheben ist, dass sich

dieselben Erscheinungen an den marklosen Nervenfasern finden; so konnte Kühne und Steiner*) die Erscheinungen am marklosen Olfactorius des Hechtes ebenfalls nachweisen und sie fanden die elektromotorischen Kräfte desselben grösser als die der Froschnerven. Du Bois-Reymond fand die electromotorische Kraft beim Frosche bis zu 0,022 Dan., beim Kaninchen bis zu 0,026 Dan.

Leon Frédéricq**) fand folgende electromotorische Kräfte für Warmblüternerven (die beiden Zahlen gelten für beide Querschnitte, in Dan):

Katze	0,018	0,017
Hund	0,018	0,024
»	0,021	0,020
Kaninchen	0,025	0,021
»	0,028	
»	0,020	0,022
»	0,020	0,022
»	0,015	0,022
»	0,024	0,025
Ente	0,024	0,0268
Pferd	0,004	0,007
Kaninchen	0,024	0,025
(Hummer	0,048	0,042)

H. C. Chapmann und A. P. Brubacker (l. c.) fanden die electromotorische Kraft des Ischiadicus im Mittel zu 0,0237 Dan.

In diesen Versuchen ist der Nerv aus seiner Verbindung gelöst und sogar mechanisch verstümmelt worden, indem wir an demselben zwei künstliche Querschnitte angelegt haben. Es kann nun die Frage aufgeworfen werden, ob nicht der intacte Nerv vollständig stromlos sei und ob nicht der sogenannte Ruhestrom des Nerven erst in Folge der Verletzung des Nerven hervorgerufen wird. Nun besitzen wir leider zur Entscheidung dieser Frage keinen Nerven, der einen sogenannten natürlichen Querschnitt besitzt, der also frei in irgend einem Gewebe endigt. Die Nerven sind infolge ihrer Function mit centralen und peripheren nervösen Gebilden verbunden, welche Apparate selbst der Sitz elektromotorischer Krafte sind. Man hat ursprünglich gemeint, dass die natürliche Endigung der Opticusfasern in der Retina diese Bedingung erfüllen; es ist aber begreiflich, dass auch da die aufgestellten Bedingungen nicht erfüllt sind, da die Fasern mit bestimmten Endgebilden in Verbindung stehen, die möglicherweise selbst der Sitz der elektromotorischen Kräfte sein können. Du Bois-Reymond hat zuerst das Auge mit dem Opticus auf vorhandene elektromotorische Kräfte untersucht. Er hat gefunden, dass sich der Querschnitt des Opticus negativ gegen die Bulbusoberfläche (von welchem alle Muskelreste ent-

*) W. Kühne und J. Steiner, Beobachtungen über markhältige und marklose Nervenfasern. Untersuch. des physiol. Instit. der Univers. Heidelberg. III. S. 149.

**) Leon Frédéricq, Ueber die electromotorische Kraft der Warmblüternerven. Arch. f. Anat. u. Physiol. 1880. S. 65.

fernt sind) verhält. Hermann fand, dass, wenn er die eine Elektrode dem Bulbus und die andere unpolarisirbare Elektrode möglichst entfernt vom Querschnitte an den Opticus anlegte, kein Strom sich zeigte. Holmgren*) fand jedoch, dass sich der Aequator des Bulbus negativ verhalte gegen alle übrigen Punkte und zwar um so mehr, je weiter dieselben von ihm entfernt seien, auch die gegen die Hornhautmitte und gegen den Sehnerven. Die Hornhautmitte verhält sich jedoch positiv gegen den hinteren Bulbusabschnitt. Holmgren schloss daraus auf die Negativität des natürlichen Querschnittes (die Endigungen der optischen Fasern in der Retina) gegenüber allen anderen Theilen der optischen Fasern. Die Stäbchenschichte würde somit negativ sein gegenüber der Faserschichte in der Retina, deshalb gegenüber allen Theilen des Augeninneren und der mit ihnen verbundenen Theile, Glaskörper, Linse, Humor aqueus, Cornea; die der Stäbchenschichte nahe Sclera würde daher auch negativ erscheinen, gegenüber den angeführten Theilen. Hermann widerspricht diesen von Holmgren gezogenen Schlüssen.

Diese Erscheinungen sind mit allen früher angeführten Instrumenten beobachtet worden; die Stromstärke ist direkt durch den Multiplicator, durch die Boussole, die electromotorische Kraft durch das Capillar-Elektrometer, die electrische Spannung mit Hilfe des Thomson'schen Quadrant-Electrometers von Engelmann**) bestimmt worden.

Endlich ist der Nervenstrom auch durch den sogenannten stromprüfenden Froschschenkel, also durch Zuckung ohne Metalle, zuerst von Galvani und dann von du Bois-Reymond und Anderen nachgewiesen worden.

Du Bois-Reymond's Versuch wird in folgender Weise angestellt: Man leitet vom Querschnitt und Längsschnitt eines Ischiadicus, welcher am Becken abgeschnitten, aus dem Oberschenkel vorsichtig herauspräparirt und mit seinem Gastrocnemius in vollständig intacter Verbindung ist, mit Hilfe der Thonspitzen ab. In den Stromkreis ist ein Multiplicator eingeschaltet, der den Nervenstrom anzeigt und ausserdem noch ein Apparat, durch welchen mit Hilfe eines verquickten Kupferhakens und eines Quecksilbernapfes durch rasches Eintauchen oder Herausheben des Kupferhakens der Strom geöffnet oder geschlossen werden kann. Jedesmal zuckt beim Stromschluss oder Stromöffnung der Gastrocnemius, wenn das Präparat empfindlich genug ist. Hering***) modificirt diesen Versuch in der Weise, dass er die an dem Querschnitt und Längsschnitt angelegten Thonstiefeln nach abwärts zapfenförmig verlängert; durch rasches Eintauchen dieser Zapfen in von unten genäherte Kochsalzlösung oder Herausheben aus derselben wird der Nervenstrom geöffnet oder geschlossen und jedesmal eine Zuckung er-

*) Holmgren, Upsala, läkare forenings forh. 1871.

**) Pflüger's Arch. V. S. 204.

***) E. Hering, Ueber Nervenreizung durch den Nervenstrom. Sitzungsbericht der Wiener Acad. 3. Abtheilung. LXXXV. S. 237.

halten. Wird dieses Eintauchen und Herausheben rasch hintereinander wiederholt, so kann man rasch aufeinander folgende Zuckungen »Tetanus ohne Metalle« erhalten.

Beim Nerven mit künstlichem Querschnitte finden wir somit folgengendes Gesetz: Der Querschnitt ist gegen alle Punkte des Längsschnittes negativ und zwar um so mehr, je näher die Längsschnittpunkte dem Aequator liegen. Leitet man daher einen Strom vom Längsschnitt und Querschnitt ab, so circulirt er vom Längsschnitte durch den Galvanometerkreis zum Querschnitt und im Nerven vom Querschnitt zum Längsschnitt. Jeder dem Querschnitt nähere Punkt des Längsschnittes ist negativ gegen jeden dem Aequator näheren Punkt. Vom Aequator oder von den Querschnitten gleichweit abstehende Punkte haben gleiche elektrische Spannungen. Der Ruhestrom hängt innig mit den Lebenseigenschaften des Nerven zusammen. Du Bois-Reymond zeigte, dass jede Misshandlung des Nerven eine Abnahme des Stromes zur Folge hatte. Ferner nimmt der Strom allmahlich an dem herausgeschnittenen Nerven ab; wird die durch die Nervenerregung erhaltene Muskelzuckung kleiner, so ist auch der von demselben Nerven zu erhaltende Ruhestrom kleiner. Nach der Abtrennung vom Centrum ist nach Schiff und Valentin noch lange der Nervenstrom nachweisbar, selbst nach dem schon 8—14 Tage vorher die Nerven ihre Erregbarkeit verloren haben. Nach Anlegung des frischen Querschnittes ist der Strom am stärksten und er nimmt verhältnissmässig rasch ab; durch Anlegung eines neuen Querschnittes wird der Strom in der alten Stärke wieder hergestellt. Diese Erscheinung schrieb du Bois-Reymond Schädlichkeiten zu, welche auf den Querschnitt einwirken. Engelmann*) jedoch zeigte, dass bei Fernhaltung jeder Schädlichkeit vom Querschnitt diese Erscheinung auftritt. Nach 1—2 Stunden sinkt die Stromstärke auf 60 bis 25 pCt. des Anfangswerthes und in 20—24 Stunden auf 35,5 pCt. mindestens oder in der Mehrzahl der Fälle auf Null, ja es kann der Strom sogar verkehrt sein. Ein neuer Querschnitt stellt den vollen Strom wieder her. Die Ursache dieser Erscheinung ist das Absterben des verletzten Theiles der Nervenfaser bis zum nächsten Ranvier'schen Schnürring; über diesen hinaus bleibt die Nervenfaser intact und ein in diesem unverletzten Theile angelegter Querschnitt ruft den Strom in seiner früheren Stärke wieder hervor. Schliesslich aber verschwindet beim herausgeschnittenen Nerven allmählich die Eigenschaft bei frisch angelegten Querschnitten immer wieder den Strom von seiner früheren Grösse zu geben; der Strom wird immer kleiner, da der Nerv allmählich abstirbt. Hier soll das Valli'sche Gesetz gelten, dass die centralen Stücke zuerst absterben und später erst die peripheren. Für den Nerven ist beim Absterben keine so scharfe Grenze gesetzt, wie sie beim Muskel durch den Eintritt der

*) Engelmann, Arch. f. Physiol. XV. S. 138.

Todtenstarre gegeben ist. Schädigend auf den Ruhestrom des Nerven wirken gerade so, wie auf seine Erregbarkeit extreme Temperatur, z. B. Siedehitze; innerhalb der vitalen Grenzen sind die Temperaturen zwischen 14 und 25° für den Ruhestrom am günstigsten; durch die Kälte wird der Strom bedeutend geschwächt. J. Steiner*) untersuchte den Einfluss der Temperatur auf den Nervenstrom und Fortpflanzungsgeschwindigkeit seiner negativen Schwankung.

Gegen narkotische Gifte ist der Nerv sehr widerstandsfähig. Curare hat auf denselben keinen Einfluss, wie Funke u. A. nachgewiesen haben. Arsenige Säure wirkt auffallend langsam und schwach. Nach du Bois-Reymond wirken jedoch sehr rasch zerstörend auf den Ruhestrom der Nerven alle Aetzmittel u. s. w.

An diese Einflüsse schliessen wir den Einfluss an, welchen electrische Ströme auf den Ruhestrom ausüben, wenn dieselben durch den Nerven durchgeleitet werden. Zur Zeit als du Bois-Reymond den Nervenstrom entdeckte, also im Jahre 1843, hat er auch den Einfluss

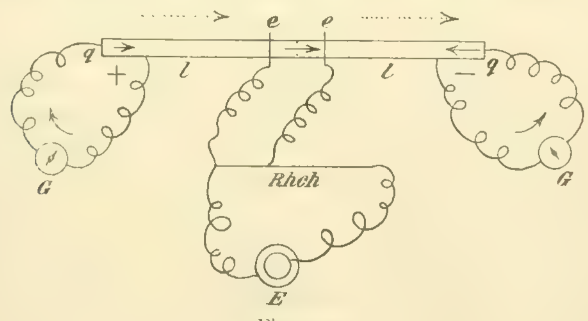


Fig. 240.

der durch Nerven geleiteten elektrischen Ströme erkannt. Auch wenn nur durch einen Theil des Nerven ein constanter Strom sich ergiesst, so wird der ganze Nerv in einen eigenthümlichen Zustand versetzt, welchen du Bois-Reymond als den »electrotonischen Zustand, oder den »Electrotonus« bezeichnete.

In Fig. 240 ist ein Nerv gezeichnet mit dem Querschnitt *q* und dem Längsschnitt *l*. Es ist von jedem Querschnitt und einem benachbarten Längsschnittpunkte durch das Galvanometer der sogenannte Ruhestrom (Demarkationsstrom nach Hermann) abgeleitet, und durch die Electroden *e* wird in der Mitte des Nerven ein constanter Strom durchgeleitet, welcher vom Rheochord abgezweigt ist und dessen Stärke daher beliebig durch Verschiebung des Rheochordschiebers verändert werden kann. Wird der constante Strom — der polarisirende Strom« — in der Richtung des zwischen den Electroden in der Figur liegenden Pfeiles durch den Nerven gesendet, so tritt ein »electrotonischer Zu-

*) J. Steiner, Arch. f. Anat. u. Physiol. 1883. Suppl. S. 178.

wachs« im ganzen Nerven auf, welcher bei seiner Ableitung die Richtung des polarisirenden Stromes zeigt, welche durch die über den Nerven liegenden punktirten Pfeile angezeigt ist. Die von den beiden Querschnitten abgeleiteten Ruheströme besitzen im Nerven entgegengesetzte Richtungen. Es wird daher der electrotonische Zuwachs, welcher im gleichen Sinne über den ganzen Nerven verbreitet ist, diese beiden Ströme entgegengesetzt beeinflussen; der hinter dem polarisirenden Strome befindliche Ruhestrom (in der Fig. 240 vom linken Querschnitte abgeleitete) wird, wie überhaupt alle hinter dem polarisirenden Strome abgeleiteten Ruheströme, wie die Richtung der beiden Pfeile zeigt, verstärkt. Es addirt sich somit der electrotonische Zuwachsstrom zum Ruhestrom. Der vor dem polarisirenden Strom befindliche Ruhestrom wird, wie die beiden Pfeile zeigen, geradeso wie alle vor dem polarisirenden Strome abgeleiteten Ruheströme geschwächt. Es subtrahirt sich somit der electrotonische Zuwachsstrom vom Ruhestrom auf dieser Seite. Die vom polarisirenden Strom durchflossene Strecke wird als intrapolare Strecke bezeichnet, die beiden ausserhalb dieser Nerventheile liegenden Nervenstucke werden als extrapolare oder abgeleitete Strecken bezeichnet. Auf den ersten Blick scheint die Erscheinung darauf zu beruhen, dass die Stromschleifen des polarisirenden Stromes in die Ableitungsvorrichtung einbrechen und die besprochene Erscheinung hervorrufen. Dass man es aber nicht mit Stromschleifen hier zu thun hat, wie es den Anschein hat, zeigte Du Bois-Reymond in folgender Weise: Der electrotonische Strom wird immer schwächer, je länger der polarisirende Strom den Nerven durchsetzt, endlich fehlt er im todten Nerven vollständig, er hängt also von der Lebensfähigkeit des Nerven ab, welche durch starke electrotonische Ströme bekanntlich geschwächt oder vernichtet wird. Ferner verschwindet der electrotonische Zuwachsstrom, wenn man den Nerven zwischen abgeleiteter und durchflossener Strecke unterbindet; es verschwindet auch der Zuwachs, wenn der Nerv an der erwähnten Stelle durchschnitten wird und die Enden desselben nach der Durchschneidung wieder aneinander gelegt werden. In diesen beiden letzteren Fällen müssten Stromschleifen ungehindert von der durchflossenen in die abgeleitete Strecke gelangen können.

Es zeigt der todte Nerv keinen Electrotonus, wie wir schon gesehen haben, ebensowenig feuchte Fäden. Wir werden später bei Besprechung der verschiedenen Theorien des Electrotonus nochmals auf diese Verhältnisse zurückkommen. Auf die Grösse der electrotonischen Erscheinung hat Einfluss die Entfernung der abgeleiteten von der durchflossenen Strecke, je weiter die abgeleitete Strecke entfernt ist, um so geringer ist der electrotonische Zuwachs; ferner wächst fortwährend der electrotonische Zuwachs mit der Steigerung der Intensität des polarisirenden Stromes, ohne ein Maximum zu erreichen. Du Bois-Reymond hat auf diese Weise electrotonische Ströme erzeugen können, die zu ihrer Compensation Ströme von 0,5 Dan. Stromstärke benöthigten.

Je länger die durchflossene Strecke ist, um so grösser ist der electrotonische Zuwachs bei gleicher Stromstärke. Durch die Verlängerung der abgeleiteten Strecke wird ebenfalls mit Rücksicht auf die Vergrösserung des Widerstandes der electrotonische Zuwachs vergrössert. Der electrotonische Zuwachs ist ferner auf Seite der Anode grösser als auf Seite der Kathode. Wenn man daher wiederholt den polarisirenden Strom umkehrt, also Wechselströme, anwendet, so überwiegt auf jeder Seite der electrotonische Zuwachs im Sinne der Wirkung der Anode. Ferner hat Einfluss die Richtung, in welcher der polarisirende Strom den Nerven durchsetzt; ist dieselbe quer zur Achse, so ist der polarisirende Strom unwirksam. Lässt man Aether auf den Nerv einwirken, so dass »Aethernarkose des Nerven« eintritt, so fallen, wie Biedermann*) fand, die electromotorischen Ströme in grosser Entfernung weg. Man muss daher den physikalischen Electrotonus (Ausbreitung des polarisirenden Stromes) und physiologischen Electrotonus unterscheiden. Henrijean**) hat das Capillar-Electrometer, dessen Schwankung er photographisch fixirte, verwendet, um die electrotonischen Erscheinungen zu studiren. Du

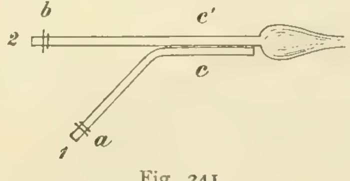


Fig. 241.

Bois-Reymond fand, dass schon im Momente der Schliessung des polarisirenden Stromes der Electrotonus zugegen ist, daher findet sich derselbe auch bei Strömen von sehr kurzer Dauer, bei den Inductionsströmen.

Helmholtz hat einen eigenthümlichen Versuch angestellt, welcher in Fig 241 dargestellt ist. An einem mit seinem Gastrocnemius unversehrt verbundenen Ischiadicus wird ein zweiter gleich langer Nerv so angelegt, dass die eine Hälfte desselben an die periphere Hälfte des mit seinem Muskel verbundenen Nerven anliegt. Sobald Nerv 1 bei *a* von dem Strom durchsetzt wird, wird sein Stück *c* in electrotonischen Zustand gerathen und das Stück *c'* des Nerven 2 als Nebenschliessung den electrotonischen Strom ableiten; umgekehrt wird es der Fall sein, wenn der Nerv 2 bei *b* von einem Strom durchflossen wird. Sobald die Reizung des Nerven 1 bei *a* ausgeführt wird, zum Beispiel durch Stromschluss, so zuckt der Muskel des Nerven 2. Wir bezeichnen dies als secundäre Zuckung. Selbstverständlich zuckt der Muskel, wenn der Nerv 2 bei *b* gereizt wird. Helmholtz fand, dass die gleiche Zeit verstrich zwischen Reizung bei *b* und Muskelzuckung, wie zwischen Reizmoment bei

*) W. Biedermann, Ueber die Einwirkung des Aethers auf die electromotorischen Erscheinungen des Muskels und Nerven. Wiener Acd 3. Abth. XCVII. S. 84.

**) F. Henrijean, Application de la photographie à l'étude de l'ectrotonus; communication préliminaire. Bull. de l'acad. de Belg. (3.) XIV. p. 80.

Reizung bei *a* und secundärer Muskelzuckung. Helmholtz schloss daraus, dass der Electrotonus in allen Theilen des Nerven, also auch in den entferntesten, in demselben Moment entstehe, in welchem der polarisirende Strom in den Nerven einbricht. Du Bois-Reymond jedoch schloss aus dem Versuche, dass sich der Electrotonus im Nerven 1 mit derselben Geschwindigkeit fortpflanze, wie die Nervenerregung im Nerven 2; endlich schloss Hermann, dass sich der Electrotonus in beiden Nervenstücken mit gleicher Geschwindigkeit fortpflanze. Er sagt, die beiden Nervenstücken *c* und *c'* bilden, da sie aneinander liegen, gegenseitige Nebenschliessungen. Geräth das Stück *c* in electrotonischen Zustand, so ist *c'* der Schliessungsbogen für den Electrotonusstrom und geräth *c'* in electrotonischen Zustand, so ist *c* der Schliessungsbogen. Wenn also der Strom so stark ist, dass der durch ihn in *c* erregte Electrotonusstrom im Nerven 2 erregend wirkt, so wird der durch denselben Strom im Nerven 2 erregte Electrotonusstrom für den Nerven 2 ebenso erregend wirken. Grünhagen hat den Versuch in ähnlicher Weise ausgeführt. Während jedoch von Helmholtz nur starke absteigende Ströme wahrscheinlich verwendet worden sind, hat Grünhagen beide Stromrichtungen im Versuche angewendet. Es zieht deshalb Hermann aus diesem Versuch den Schluss, da Grünhagen für auf- und absteigende Ströme dieselben Werthe bekam, dass sich der anelectrotonische

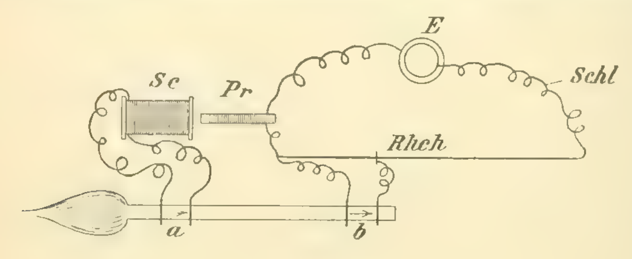


Fig. 242.

Zustand mit derselben Geschwindigkeit ausbreite, wie der katelectrotonische. Für die Theorien, welche zur Erklärung der electrotonischen Erscheinung aufgestellt sind, ist es sehr wichtig, dass die Ausbreitungsgeschwindigkeit des Electrotonus ermittelt wird. Entsteht der Electrotonus im Momente des Schliessens des polarisirenden Stromes an allen Stellen der Nerven gleichzeitig, so ist es wahrscheinlich, dass die electrotonische Erscheinung eine physikalische ist. Breitet sich aber der Electrotonus etwa mit der Fortpflanzungsgeschwindigkeit der Nerven-Erregung aus, so ist er wahrscheinlich eine physiologische Erscheinung. Wir werden später sehen, dass die Erregbarkeit des Nerven im Electrotonus eine veränderte ist. Auf Seite der Anode ist sie herabgesetzt, auf Seite der Kathode dagegen erhöht. Auf diese Thatsache hat Grünhagen einen Versuch gegründet, durch welchen er die Fortpflanzungsgeschwindigkeit des Electrotonus zu bestimmen suchte. In Fig. 242 ist die Versuchsanordnung versinnlicht. Von dem constanten Strome, welcher die primäre Spirale eines Inductionsapparates durchfliesst, ist mit Hilfe eines Rheotoms ein Stromzweig abgeleitet, welcher einen mit seinem Gastrocnemius im Zusammenhange stehenden Ischiadicus in aufsteigender Richtung durchströmt, wie der in der Figur angegebene Pfeil es andeutet. Bei *Schl* kann der Strom geschlossen oder geöffnet werden. Von der secundären Spirale wird ein Schliessungsinductionsstrom in aufsteigender Richtung bei *a* durch den Nerven geleitet. Der Stromzweig des constanten Stromes wird so klein gemacht, dass die Schliessung des constanten Stromes keine Zuckung hervorruft; jedoch wird durch den

bei der Schliessung hervorgerufenen Inductionsstrom der Nerv bei *a* so stark erregt, dass Muskelzuckung erfolgt. Wird nun bei der in der Figur angegebenen Versuchsanordnung der Strom geschlossen, so dass gleichzeitig der constante Strom bei *b* und der Inductionsstrom bei *a* den Nerven durchströmt, so beobachtet man eine Verkleinerung der Zuckung im Vergleiche zu derjenigen, welche der Nerv giebt, wenn er von dem Inductionsstrome bei *a* allein durchflossen wird. Grünhagen schliesst aus diesem Versuchsergebniss, dass in dem Momente des Stromschlusses auch schon die herabsetzende Wirkung des Electrotonus, also dieser selbst bei *a* vorhanden sei und somit der Elektrotonus plötzlich mit dem Entstehen des polarisirenden Stromes in allen Theilen des Nerven auftritt. Dieser Versuch ist von Baranowski und Garré*) mit dem Fallrheotom Hermann's wiederholt und das Versuchsresultat Grünhagens bestätigt worden, d. h. der Elektrotonus soll sich mit unmessbar grosser Geschwindigkeit im Nerven fortpflanzen. Andere Forscher jedoch haben ein anderes Resultat erhalten; so hat Tschirjew**) drei verschiedene Methoden angewendet, um die Fortpflanzungsgeschwindigkeit des Electrotonus zu messen. Zuerst hat er mit Hilfe eines Federmyographions die Zeit zwischen dem Schluss des polarisirenden Stromes und der Oeffnung des Electrotonusstromes so lange verkürzt, bis die Ablenkung nur mehr eine Secunde betrug. Von der zwischen dem Schluss des polarisirenden und der Oeffnung des Electrotonusstromes unter dieser Bedingung liegenden Zeit hat er diejenige abgezogen, durch welche ein constanter Strom geschlossen sein muss, um die eine Secunde betragende Ablenkung zu erzeugen. Diese Differenz wird als die Zeit, welche der Electrotonus zu seiner Fortpflanzung in dem entsprechenden Nervenstücke benöthigte, angenommen. Er fand auf diese Weise, dass die Fortpflanzungsgeschwindigkeit des Electrotonus doppelt so gross ist als die der Nervenerregung. In einer zweiten Versuchsreihe bestimmte er die Fortpflanzungsgeschwindigkeit der sogenannten anelectrotonischen Erregbarkeitsabnahme. Durch einen Siemen'schen Fallhammer wird die Zeit der Schliessung des polarisirenden Stromes und des Einbruches des reizenden, des Oeffnungsinductionsschlages, so lange variirt, bis eben durch den Anelektrotonus die früher einen Millimeter hohe Muskelzuckung, welche durch den Inductionsschlag allein ausgelöst wurde, verschwunden war. Dieses Zeitintervall entspricht der Fortpflanzung des Anelectrotonus von der durchflossenen Strecke bis zur Reizstelle. Die daraus berechnete Fortpflanzungsgeschwindigkeit des Anelectrotonus ist etwas grösser als die der Nervenerregung. Schliesslich hat er mit Hilfe von Bernstein's Rheotom rasch hintereinander den ableitenden Kreis geschlossen, dann den polarisirenden Kreis geschlossen und hierauf den ableitenden wieder geöffnet. Das Intervall zwischen der Schliessung des polarisirenden Kreises und der Oeffnung des ableitenden wurde so klein gemacht, dass bei der Beobachtung mit Lippmann's Capillarelectrometer die electrotonische Wirkung eben verschwindet. Von der so gefundenen Zeitdifferenz wurde die in Abzug gebracht, durch welche hindurch ein Stromzweig von gleicher Kraft geschlossen sein muss, um die gleiche minimale Wirkung auszuüben. Aus der erhaltenen Zeitdifferenz wurde die Fortpflanzungsgeschwindigkeit berechnet und kleiner als die der Erregung gefunden.

*) V. von Baranowski und C. Garré, Ueber die Geschwindigkeit, mit welcher sich der Electrotonus im Nerven verbreitet u. s. w. Arch. f. d. ges. Physiol. XXI. S. 446.

**) S. Tschirjew, Ueber die Fortpflanzungsgeschwindigkeit der electrotonischen Vorgänge im Nerven. Arch. f. Anat. und Physiol. 1879. S. 525.

Bernstein*) fand ebenfalls mit seinem Differentialrheotom eine geringe Fortpflanzungsgeschwindigkeit. Er fand, dass der Electrotonus eine Ausbreitungsgeschwindigkeit von nur 8—9 *m* in der Secunde habe.

Der Electrotonus behält während des Schlusses des polarisirenden Stromes keine unveränderte Grösse. Der Anelectrotonus nimmt allmählich bis zu einem Maximum zu, um dann wieder allmählich abzunehmen. Der Katelectrotonus jedoch beginnt sofort mit einem Maximum und nimmt allmählich ab. Nach der Oeffnung des polarisirenden Stromes kehrt sich der anelectrotonische Strom für kurze Zeit um, um dann wieder in seiner ursprünglichen Richtung allmählich abzunehmen. Der katelectrotonische Nachstrom behält dieselbe Richtung und nimmt allmählich ab. Die durchflossene Strecke, die interpolare Strecke, zeigt eine dem polarisirenden Strom entgegengesetzte Nachwirkung, welche zu den sogenannten secundär-electromotorischen Erscheinungen (s. S. 614) gehört. Beim Muschelnerven fehlt nach Biedermann**) der extrapolare Katelectrotonus, jedoch ist der Anelectrotonus deutlich vorhanden; dagegen ist der Ruhestrom, geradeso wie Kühne am Hechtolfactorius bemerkt hat, stärker als bei Froschnerven. Der Electrotonus kann durch jeden beliebigen electrischen Strom, also auch durch den thierischer Theile hervorgerufen werden. Wenn man zwei von künstlichen Querschnitten begrenzte Ischiadici mit den Enden so übereinander schiebt, dass sie eine Strecke weit mit ihren Längsschnitten sich berühren und den einen Ischiadicus an seinem freien Ende von einem constanten Strome in ein oder der anderen Richtung durchströmen lässt, so lässt sich am freien Ende des anderen Ischiadicus der electrotonische Strom nachweisen, somit hat der Nerv mit seinem dem Nerven 1 anliegenden Ende den Electrotonusstrom des Nerven 1 an diesem Ende geschlossen und es wird daher durch den Electrotonusstrom des Nerven 1 der Nerv 2 in electrotonischen Zustand versetzt. Du Bois-Reymond hat diese Art Electrotonus als secundären bezeichnet.

Wenn man in dem Versuche, welcher in Fig. 240 dargestellt ist, an Stelle des constanten Stromes Wechselströme den Nerven in seiner Mitte durchsetzen lässt, so erhält man auf beiden Enden des Nerven, also zu beiden Seiten der durchflossenen Stelle, eine Schwächung des ableitenden Ruhestromes. Diesen Rückgang des Ruhestromes während der Erregung des Nerven bezeichnet du Bois-Reymond als negative Schwankung des Ruhestromes. Wie wir aus diesem Versuch hier sehen, pflanzt sich diese negative Schwankung nach beiden

*) Bernstein, Ueber den zeitlichen Verlauf der electrotonischen Ströme des Nerven, Monatsbr. der Berliner Acad. 1880. S. 186.

Derselbe, Ueber das Entstehen und Verschwinden der electrotonischen Ströme im Nerven und die damit verbundenen Erregungsschwankungen des Nervenstroms. Arch. f. Anat. u. Physiol. 1886. S. 197.

**) W. Biedermann, Ueber das electromotorische Verhalten der Muschelnerven bei galvanischer Reizung. Sitzungsberichte d. Wiener Acad. 3. Abtheil. XCIII. S. 56.

Seiten des Nerven, also central- wie peripherwärts in ganz gleicher Weise fort. Du Bois-Reymond hat exacte Beweise dafür geliefert, dass diese negativen Schwankungen eine Erscheinung sui generis seien und nicht etwa von Stromschleifen der erregenden Wechselströme oder von den durch dieselben bedingten Electrotonus herrühre; dass es diese Ursachen nicht sind, welche die Schwankungen hervorrufen, kann man dadurch beweisen, dass die mechanischen, die chemischen und die reflectorischen Erregungen der Nerven ebenfalls stets von einer negativen Schwankung des Ruhestromes begleitet werden. Man kann die Wechselströme so ausgleichen, dass der durch sie hervorgerufene An- und Katelectrotonus vollständig gleich ist in der galvanischen Wirkung und trotzdem bleiben die Negativschwankungen zu beiden Seiten der Reizstelle. Es kann die Reizstärke so schwach gemacht und so weit von den ableitenden Stellen die Reizstrecke entfernt werden, dass sich eine electrotonische Wirkung nicht mehr auf die abgeleitete Strecke ausbreiten kann und trotzdem treten die Negativschwankungen immer noch auf. Die Durchschneidung des Nerven, sowie seine Unterbindung zwischen gereizter und abgeleiteter Stelle bringt die Negativschwankung sofort zum Verschwinden. Man könnte denken, dass die Wirkung der Erregung nur darin besteht, dass der Widerstand im Nerv herabgesetzt wird und daher bei unveränderter electromotorischer Kraft die Stromstärke vergrössert werde. Dass dies nicht der Fall ist, konnte du Bois-Reymond dadurch beweisen, dass er den Ruhestrom compensirte. Wenn die Erregung im Nerven den Widerstand ändert, so würde dies an der Compensation keine Aenderung hervorrufen, da der Widerstand in gleicher Weise für den Ruhestrom wie für den Compensationsstrom geändert wird. Man misst ja, wie wir gesehen haben, bei der Compensation nur direct die electrische Spannung und ist deshalb vom Widerstand vollkommen unabhängig. Wenn daher bei compensirtem Ruhestrom die Negativschwankung zur Erscheinung kommt, so ist damit bewiesen, dass die electromotorische Kraft, welcher bei der Compensation das Gleichgewicht gehalten wird, geändert worden ist. Die Negativschwankung ist jedoch nie so gross, dass der Ruhestrom vollständig verschwindet, ihr Betrag ist immer kleiner als der des Ruhestromes. Die Negativschwankung hängt in ihrer Grösse vollständig von der Grösse des Ruhestromes ab. Sie beträgt immer nur einen Bruchtheil desselben. Wird der Ruhestrom kleiner, wird auch die Negativschwankung kleiner. Wenn wir daher vom Nerven unwirksam ableiten, also zum Beispiel von zwei Längsschnittpunkten, die gleich weit vom galvanischen Aequator entfernt sind, so tritt, wie du Bois-Reymond gezeigt hat, keine Negativschwankung ein. Je länger die abgeleitete Nervenstrecke ist, um so grösser ist die Negativschwankung, weil natürlich ceteris paribus auch der abgeleitete Ruhestrom grösser ist. Mit der Verstärkung des tetanisirenden Stromes nimmt auch die Negativschwankung zu, ebenso mit der Vermehrung der Zahl der Unterbrechungen, wie Heidenhain gezeigt hat. Auf die Grösse der Negativ-

schwankung hat auch die Stromrichtung gegen die Nervenachse Einfluss. Durchfliesst der Reizstrom den Nerv in Querrichtung, so tritt keine Negativschwankung ein. Bleiben die Stromstärken die gleichen, so wird bei längerer durchflossener Strecke eine stärkere Negativschwankung erzielt; mit der Entfernung der abgeleiteten Strecke von der gereizten, nimmt die Negativschwankung beinahe kaum merklich ab; es ist dies eine wichtige Erscheinung, die darauf hinweist, dass die Negativschwankung mit der Erregung innig verbunden ist, denn auch die letztere nimmt in ihrem Verlauf durch den Nerven nicht ab. Du Bois-Reymond und nach ihm andere zahlreiche Untersucher haben es unternommen, die Negativschwankung mit Hilfe des physiologischen Rheoscops, das ist des stromprüfenden Froschschenkels, nachzuweisen. Wenn man, wie Fig. 243 zeigt, einen von künstlichen Querschnitten begrenzten Ischiadicus so über das freie, ebenfalls mit einem künstlichen Querschnitte versehene Ende eines zweiten Ischiadicus, welcher mit seinem Gastrocnemius in intacter Verbindung steht, legt, dass sich die Längsschnitte eine Strecke weit berühren, so kann man bemerken, dass bei einzelner sowohl wie bei rasch wiederholter Reizung des Nerven 1 der Muskel des zweiten Nerven in Zuckung geräth. Bei einem mo-

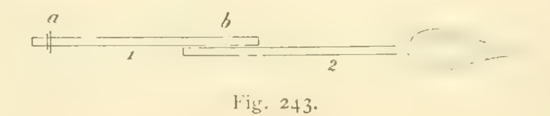


Fig. 243.

mentanen Reize folgt eine Zuckung, bei einer Reihe von Reizen folgt Tetanus. Diese einzelnen Zuckungen werden als **secundäre Zuckungen vom Nerven aus** und der Tetanus als **secundärer Tetanus** bezeichnet. Man könnte nun denken, die Erregung des zweiten Nerven wird durch die Negativschwankung des ersten Nerven bedingt. Du Bois-Reymond jedoch konnte zeigen, dass dies nicht der Fall ist, dass in der erwähnten Versuchsanordnung die Schwankungen des Tonus im ersten Nerven es sind, welche den zweiten Nerven erregen. Wir haben ja gesehen, dass vom ersten Nerven aus der zweite Nerv in electrotonischen Zustand versetzt werden kann (sogenannter secundärer electrotonischer Zustand). Die Gründe, welche du Bois-Reymond anführt, sind folgende: Man erhält diese Zuckung nur bei electrischer Reizung; sie fehlt bei mechanischer oder chemischer Reizung. Sie bleibt ferner aus, wenn die Reizstrecke entfernt ist. Ferner ist es gleichgiltig, ob der zweite Nerv an den Querschnitt und Längsschnitt des ersten oder auch in stromloser Anordnung anliegt. Im letzteren Falle fehlt, wie wir gesehen haben, die negative Schwankung vollständig und es tritt trotzdem die secundäre Zuckung, wie der secundäre Tetanus ein. Endlich ist die negative Schwankung immer nur einsinnig; es könnte also die im zweiten Nerven verlaufende Stromschwankung nur immer in einem Sinne eintreten. Nun kann man aber zeigen, dass bei

der secundären Zuckung bei Veränderungen der Stromrichtung und Stromstärke des Reizstromes ganz dem Zuckungsgesetz entsprechend gewisse Zuckungen ausbleiben bei Schliessung oder Oeffnung des reizenden Stromes. Dies beweist, dass die Stromrichtung im Nerven 2 ebenso wechselt wie die des Reizstromes, was unmöglich wäre bei der Erregung durch die negative Schwankung. Pflüger hat sich bemüht, durch Versetzung des Endes des zweiten Nerven in Katelectrotonus dasselbe erregbarer zu machen und dadurch die Erregung durch die Negativschwankung zu ermöglichen; es gelang jedoch der Versuch nicht. In jungster Zeit ist es E. Hering*) gelungen. Er hat die Nerven in anderer Weise aneinander gelegt, als wie wir es in Fig. 243 dargestellt haben. Er hat den mit seinem Muskel versehenen Nerven mit dem anderen Nerven parallel gelegt und zwar so, dass sie nur an den freien Enden eine Strecke weit sich berührten. Es liegen also Querschnitt neben Querschnitt und ebenso die daran grenzenden Stücke der Langsschnitte beider Nerven. Bei dieser Anordnung mussen sich die Demarkationsströme (Ruheströme) der Nerven natürlich compensiren, wogegen bei der Anordnung, wie sie Fig. 243 zeigt, die beiden Demarkationsströme sich summirten. Sobald er nun an dem freien Ende des Nerven 1 denselben tetanisirte, so geräth der Muskel des Nerven 2 in Unruhe, wobei zu bemerken ist, dass die Reizstelle von der abgeleiteten Stelle des Nerven 1 beträchtlich entfernt, und die Reizströme so schwach waren, dass sie keinen Electrotonus an den abgeleiteten Nervenenden hervorrufen konnten. Wir müssen hier noch der sogenannten paradoxen Zuckung Erwähnung thun. Der Ischiadicus theilt sich, bevor er in die Kniekehle tritt, beim Frosche bekanntlich in zwei Aeste, wovon der eine zum Gastrocnemius, der andere zum Peroneus geht. Präparirt man nun den Ischiadicus, indem man ihn am Becken abschneidet, vorsichtig in seinem Zusammenhange mit dem Gastrocnemius heraus und durchschneidet den Peronealast, so sieht man, wenn man das freie Ende des Peronealastes »tetanisirt«, dass der Gastocnemius in Tetanus geräth. Es ist diese Erscheinung nur dadurch erklärbar, dass die Tonusschwankungen der Pereonealfasern erregend wirken auf die neben ihnen liegenden, zum Gastrocnemius ziehenden Fasern. Es wurde dieser Versuch als paradoxe Zuckung bezeichnet, weil bei demselben das Gesetz der isolirten Nervenleitung, von welchem wir später sprechen werden, umgestossen erscheint, und die Erregung aus den Peronealfasern scheinbar aut die Tibialisfasern durch ihre Hülle hindurch übertragen worden ist, was jedoch, wie wir eben gesehen haben, nicht der Fall ist. Die Negativschwankung ist die Begleiterin der Nervenerregung, und dadurch gewinnt sie so hohe Bedeutung. Wir haben schon gesehen, dass die Intensität der Negativschwankung durch die Länge des Nerven, welche die Erregung durchläuft, beinahe gar

*) E. Hering, Ueber Nervenerregung durch den Nervenstrom. Sitzungsber. d. Wiener Acad. 3. Abth. LXXXV. S. 237.

nicht beeinflusst wird, ferner bringen genau dieselben Einflüsse, welche die Nervenerregbarkeit zerstören, auch die Negativschwankung zum Verschwinden. Diejenigen Einflusse, welche die Muskelzuckung verkleinern, verkleinern auch die Grösse der Negativschwankung. Man kann deshalb alle physiologischen Erscheinungen, die durch die Grösse der Muskelzuckung demonstrirt werden, auch durch die Grösse der Negativschwankung darstellen, und so wird bei vielen Versuchen an die Stelle des zuckenden Muskels das Galvanometer gesetzt. Man kann das sogenannte Zuckungsgesetz, das wir später noch kennen lernen werden, gerade so mit dem Galvanometer, wie mit dem Muskel demonstriren. Es gewinnt diese Thatsache, dass die Negativschwankung die Nervenerregung begleitet um so höhere Bedeutung als damit nachgewiesen ist, dass die Nerven aller Arten das **gleiche doppelsinnige Leitungsvermögen besitzen.** Es ist erwähnt worden, dass die Negativschwankung beiderseits von der gereizten Stelle erscheint, es leiten somit die motorischen, wie die sensiblen Nerven die Erregung nach beiden Seiten und nicht bloss in der Richtung, in welcher sie während ihrer physiologischen Thätigkeit regelmässig abläuft. Wir haben bisher immer nur die Negativschwankung auftreten sehen während des sogenannten Tetanisirens, also während der Nerv durch eine Reihe von Inductionsströmen, welche ihn in abwechselnder Richtung durchsetzen, durchflossen wird. Wir gehen nun zu den Untersuchungen über, welche sich damit beschäftigen, zu sehen, ob nach einem Momentanreiz schon Negativschwankung auftritt und welche Erscheinungsweise dieselbe besitzt. Wir haben schon früher erwähnt, dass der Magnet des Multiplicators und des Galvanometers trotz aller Verbesserung, die man in neuerer Zeit an den letzteren angebracht hat, immer noch zu träge ist, um rasch vorübergehende galvanische Erscheinungen, wie zum Beispiel die Negativschwankung des Nervenstroms nach einem Momentanreiz ist, anzuzeigen. Deshalb hat **Bernstein** sein repetirendes Differential-Rheotom erfunden, um eine Reihe von Negativschwankungen auf die Boussole wirken lassen und auf diese Weise dieselben zur Beobachtung bringen zu können. Wir haben gesehen, dass das Instrument die Aufgabe erfüllt, die Zeit zwischen dem Moment der Reizung durch einen Inductionsstrom und der Schliessung des Boussolkreises beliebig verändern und messen zu können. Es wird bei dem Versuche der Nervenstrom (Ruhestrom) compensirt, so dass die negative Schwankung allein erscheint. In Fig. 244 stellt die zur Abscissenachse XX' parallele Gerade AB die Verbindungslinie der Enden der Ordinaten dar, welche uns die Stärke des Ruhestromes repräsentiren. Da der Ruhestrom sich in dieser kurzen Zeit nicht wesentlich verändert, so wird diese Linie der Abscissenachse parallel laufen. Schalten wir das Differential Rheotom ein, so wird in den Zeitmomenten r, r_1, r_2 u. s. w. die Reizung durch dasselbe erfolgen. Jede Reizung hat eine vorübergehende Abnahme des Stromes zur Folge, wie die in der Figur angezeigte Depression der ursprünglichen Linie ab, welche jedem Reizmoment

folgt, zeigt. Wird also durch das Differential-Rheotom in den den Reizmomenten folgenden gleich kurzen Zeitstücken $a\,b$, $a_1\,b_1$, $a_2\,b_2$ u. s. w. der Strom geschlossen, so wirkt nur eine den schraffirten kurzen Curvenflächen entsprechende, durch die negative Schwankung bedingte (der Ruhestrom ist compensirt) Stromintensität auf das Galvanometer ein. Da man also, wie wir gesehen haben, das Zeitintervall zwischen dem Reizmomente und dem Boussolschluss beliebig variiren kann, so wird man den ungefähren Verlauf der Negativschwankung auf diese Weise ermitteln können. Bernstein fand in der That, dass jedem einzelnen Reiz eine Negativschwankung entspricht, deren Verlauf in Fig. 244 ungefähr angedeutet ist. Wenn man die grössten Depressionen durch die Negativschwankung mit dem Rheotom ermittelt, so findet man, dass ihr Betrag nie den des Ruhestromes erreicht, wie Hermann gezeigt hat, wovon sich später ebenfalls Bernstein überzeugt hat, der ursprünglich annahm, dass durch die Negativschwankung der Ruhestrom übertroffen werden könnte. Der Beginn der Negativschwankung hängt ab von der Länge der von der Erregung durchlaufenen Nervenstrecke und wenn man daher den Nerv an verschiedenen Stellen reizt, so giebt uns die Differenz dieser sogenannten Latenzzeiten (d. h. denjenigen

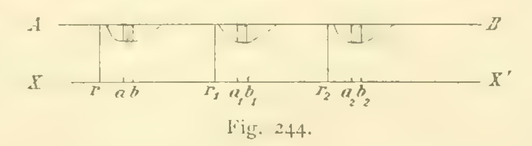


Fig. 244.

Zeiten, welche verfliessen zwischen Reizmoment und dem Momente des Erscheinens der negativen Schwankung) die Zeiten an, welcher die Negativschwankung oder die sie begleitenden Erregung bei Durchsetzung der entsprechenden Nervenstrecke bedarf. Aus dieser lässt sich somit die Fortpflanzungsgeschwindigkeit der Negativschwankung finden und Bernstein hat dieselbe Zahl für die Fortpflanzungsgeschwindigkeit der Negativschwankung gefunden, die Helmholtz für die Fortpflanzungsgeschwindigkeit der Erregung selbst gefunden hat. Damit ist ein wichtiger Beweis dafür gewonnen, dass die Negativschwankung eine Begleiterscheinung der Erregung des Nerven ist. Bezüglich der Form der Curve, welche der negativen Schwankung entspricht, ist zu bemerken, dass der Ruhestrom steiler absinkt als wieder ansteigt.

Die Dauer der negativen Schwankung ist schwieriger zu bestimmen, da das Ende derselben in Folge des allmählichen Ansteigens des Ruhestromes schwer aufzusuchen ist. Bernstein fand für dieselbe 0,0007 Secunden. Wir haben bisher die die Erregung begleitenden Erscheinungen nur als Negativschwankungen des Ruhestromes kennen gelernt. Es tritt nun an uns die Frage heran, in welcher Form begleitet diese Negativschwankung die Erregung des Nerven in seinem Verlaufe. Die Negativschwankung des Ruhestromes kann hervorgerufen werden durch

Abnahme der Positivität des abgeleiteten Längsschnittspunctes oder der Negativität des Querschnittes. Da nun die Negativschwankung eine Begleiterscheinung der Erregung ist, die doch zunächst den abgeleiteten Längsschnittpunkt ergreift, so ist es wahrscheinlich, dass dieser es ist, dessen Spannung verändert wird, dass also dieser durch das Sinken seiner Positivität die Negativschwankung hervorruft. Es würde also nach dieser Vorstellung der erregte Längsschnittpunkt weniger positiv sein während der Erregung als vor seiner Erregung, und da dies für alle Punkte gilt, so muss man schliessen, dass die erregten Theile des Nerven negativ sind gegenüber den unerregten. Daher hat den durch Ableitung von unerregten und erregten Theilen erhaltenen Strom zuerst Schiff als Actionsstrom und später Hermann*) als phasischen Actionsstrom bezeichnet. Um zu constatiren, ob während der Erregung die erregten Theile des Nerven negativ werden gegen die anderen, konnte man Bernstein's Rheotom benutzen. Wenn man von zwei Längsschnittpunkten ableitet und ausserhalb dieser abgeleiteten Strecke den Nerven vom Reizstrom durchfliessen lässt, so läuft die Erregung unter beiden Längsschnittpunkten durch. Zuerst gelangt sie zum näheren abgeleiteten Punkte und dann erst zum entfernteren. Man muss erwarten, dass im ersten Moment der näher abgeleitete Punkt negativ gegen den entfernteren und im zweiten Moment der entferntere negativ zum näheren sich verhält. Bei gewöhnlicher Temperatur ist die Fortpflanzungsgeschwindigkeit der Erregung so gross, dass man mit Hilfe des Rheotoms diese Erscheinung nicht finden kann. Hermann hat deshalb den Kunstgriff angewendet, durch die Kälte die Fortpflanzungsgeschwindigkeit im Nerven ausserordentlich herabzusetzen; dass dies möglich ist, war ja längst bekannt. Er hat ein Bündel von sechs Ischiadici genommen und hat mit Hilfe von feuchten um das Bündel geschlungenen Faden sowohl von zwei Längsschnittspunkten abgeleitet als den Reizstrom zugeleitet, und er fand in der That die Erscheinung, wie wir sie eben aus den früheren Voraussetzungen abgeleitet haben. Zuerst wird der der Reizstelle nähere Längsschnittpunkt negativ gegen den entfernteren, hierauf aber folgt eine Phase, während welcher der entferntere negativ gegen den näheren wird. Es erscheint also bei dem Experimente ein doppelsinniger phasischer Actionsstrom bei Ableitung von zwei Längsschnittspunkten. Leitet man von einem Längsschnittspunkte und einem Querschnitte ab, so erscheinen stets nur einsinnige Schwankungen, woraus man schliessen muss, dass die Erregung im Querschnitte erlischt, also gleich Null wird. Nach diesen Versuchen ergiebt sich, dass die Erregung stets von electromotorischen Erscheinungen begleitet ist, die erregten Nervenstellen sind negativ gegenüber den unerregten. Die Nerven aller Thiere

---

*) L. Hermann, Handbuch der Physiol. II. 1. S. 155, 156.

Ferner: Untersuchungen über die Actionsströme der Nerven. Arch. f. d. ges. Physiol. XXIV. S. 246.

zeigen die Negativschwankung, so fand dieselbe z. B. Biedermann (l. c.) auch an Muschelnerven.

Den Einfluss der Temperatur auf die Fortpflanzungsgeschwindigkeit der Erregung hat in jüngster Zeit J. Steiner*) untersucht. Den Einfluss von constanten Strömen, welche während der Erregung den Nerven durchfliessen, auf die Negativschwankung hat zuerst Bernstein**) untersucht. Er fand, dass die Tonusströme ebenso wie die Ruheströme im Tetanus eine Negativschwankung erleiden. Grünhagen***) hat gefunden, dass beim Tetanisiren eines polarisirten Nerven der polarisirende Strom verstärkt wird. Er sucht sich diese Erscheinung durch eine Abnahme des Widerstandes durch die Erregung zu erklären. Hermann†) widerlegt jedoch die Annahme der Widerstandsänderung durch die Erregung. Hermann hat bei denselben Versuchen, die wir eben vorher beschrieben haben und in welchen er seine phasischen Actionsströme (*l. c.*) nachgewiesen hat, gezeigt, dass die durch Erregung bedingte Negativschwankung des Electrotonus zunimmt, wenn sie zur stärkeren anelectrotonischen Stelle fortschreitet, dagegen abnimmt, wenn sie an eine stärker katelectrotonische Strecke gelangt. In der intrapolaren Strecke wird also der Nerv an der Anode durch Erregung stärker negativ als an der Kathode; daher der dadurch bedingte Stromzuwachs zum polarisirenden Strom von der Kathode durch's Galvanometer zur Anode fliesst, also dieselbe Stromrichtung wie der polarisirende Strom besitzt. Es gilt die Hermann'sche Beobachtung ebenso gut für die intrapolaren wie für die extrapolaren Strecken. Man kann daher die Erscheinung in folgendem Satze (Satz vom »polarisatorischen Increment« der Erregung nach Hermann) zusammenfassen: Die Erregungsschwankung nimmt zu, wenn sie zur stärker anelectrotonischen oder zur schwächer katelectrotonischen Nervenstelle fortschreitet, sie nimmt dagegen ab, wenn sie auf schwächer anelectrotonische oder stärker katelectrotonische Stellen übergeht. Da die Negativschwankung ein treuer Begleiter der Erregung ist und sogar ein Mass für dieselbe abgeben kann, wie wir früher gesehen haben, so überträgt dieses Gesetz Hermann auf die Erregung selbst.

Wir haben früher schon erwähnt, dass die Negativschwankung nicht nur durch electrische Erregung, sondern auch durch alle übrigen Erregungsmittel hervorgerufen wird. Grützner††) fand, dass durch die chemische Reizung eine stärkere Negativschwankung hervorgerufen wird als durch thermische Reizung. Aber auch die natürliche Erregung des Nerven ist von der negativen Schwankung begleitet. Lovén†††) konnte bei centraler Erregung des Ischiadicus beim willkürlichen und Strychnintetanus mit Hilfe des Capillar-Electrometers deutlich Schwan-

*) J. Steiner, Ueber den Einfluss der Temperatur auf den Nervenstrom und die Fortpflanzungsgeschwindigkeit seiner negativen Schwankung. Arch. f. Anat. und Physiol. 1883. Suppl. 178.

**) Arch. f. Anat. und Physiol. 1866. S. 614.

***) Zeitschrift für rationelle Medicin (III). XXXVI. S. 132. 1869.

†) Pflüger's Arch. VI. S. 560, VII. S. 349.

††) Paul Grützner, Beiträge zur allgemeinen Nervenphysiologie. Pflüger's Arch. XXV. S. 255.

†††) Christian Lovén, Zur Frage von der Natur des Strychnintetanus und der willkürlichen Muskelcontraction. Medicin. Ctrlbl. 1881 Nr. 7.

Christian Lovén, Om naturen af de volutära muskelcontractionerna. Föredrag vid 12te skandinaviska naturforskaremötet i Stockholm 1880.

kungen beobachten. Ferner konnte er von dem in willkürlichen oder Strychnintetanus versetzten Muskel secundären Tetanus erhalten. Beide Muskel haben bei diesem Versuche ihre Contraction aufgeschrieben. Man hat aber auch bei Nerven, welche in natürlicher Weise von der Peripherie aus in Erregung gesetzt werden, die Stromschwankung nachgewiesen; und zwar ist dies an der Netzhaut geschehen. Leider sind diese Sckwankungen im Opticus selbst noch nicht aufgesucht worden. Beobachtet wurden sie zuerst von Devar und M'Kendrick, ferner von Holmgren*). Er fand, dass man vom Auge einen Ruhestrom ableiten kann, in dem sich der hintere Theil des Bulbus, welcher der Retina anliegt, negativ gegen den Vordertheil, also auch gegen die Cornea verhält; er erklärt das Zustandekommen des Ruhestromes in der Weise, dass sich die Stäbchenzaptenschichte, in welcher der Opticus endet, negativ gegenüber den übrigen Schichten, also auch gegenüber der Faserschichte verhält, der der äusseren Schichte der Netzhaut anliegende Theil des Bulbus ist also negativ gegenüber dem mit der inneren Fläche ableitend in Verbindung stehenden vorderen Theil des Auges. Er fand, dass sowohl im Momente der Einwirkung des Lichtes eine Stromschwankung eintritt, ebenso wie beim Aufhören der Einwirkung; ferner, dass diese Stromschwankungen ein sehr empfindliches Reagens auf kleine Intensitätsschwankungen des reizenden Lichtes abgeben, und denselben innerhalb gewisser Grenzen proportional sind. Die Froschaugen zeigen durch lange Zeit hindurch die Erscheinung und die Schwankungen zeigen beide positive Richtung. Bei den anderen Wirbelthieren jedoch fand er die erste als Negativschwankung und die zweite als positive Schwankung, und man findet diese Erscheinung sowohl am ausgeschnittenen Auge als auch bei dem in situ gelassenen, was natürlich bei der Untersuchung der Warmblüter vortheilhaft ist. Kühne und Steiner**) fanden, von den Untersuchungen Holmgren's ausgehend, an der isolirten Froschnetzhaut, dass sich der Opticuseintritt auf der Stäbchenseite positiv verhält gegen jeden peripherischen Punkt der Retinafläche, ferner dass sich der Opticuseintritt auf der Faserseite negativ verhält gegen jeden anderen Punkt dieser Fläche und endlich dass sich die Faserseite stets positiv gegen die Stäbchenseite verhält. Der von der Faserseite und Stäbchenseite abgeleitete Strom, der also von der Faserseite durchs Galvanometer zur Stäbchenseite geht, wurde benutzt, um seine Veränderung bei der Lichteinwirkung auf die Netzhaut zu studiren. Sie fanden, dass

*) F. Holmgren, Ueber die Retinaströme, in W. Kühne's Untersuchungen aus dem physiologischen Institut zu Heidelberg. III. (auch Upsala läkarefor förh. XV. 7/8. S. 480.

**) W. Kühne und J. Steiner, Ueber das electromotorische Verhalten der Netzhäute, Untersuchungen aus dem physiol. Institute zu Heidelberg. III. S. 327.

Kühne und Steiner, Ueber electrische Vorgänge im Sehorgan. Untersuchung. aus dem physiol. Institute zu Heidelberg. IV. S. 64.

der abgeleitete Strom durch jede hinreichende Beleuchtung mit blauem, grünem, gelbem oder weissem Lichte eine mehrsinnige Schwankung erfährt, und zwar sowohl an purpurhältigen als an purpurlosen Netzhäuten. Dem Erscheinen und der dauernden Einwirkung des Lichtes entsprach eine Negativschwankung mit positivem Vorschlag, dem Verschwinden des Lichtes eine einfache positive Schwankung. Die purpurhaltigen Netzhäute unterscheiden sich von den purpurfreien. Wenn beide z. B. durch mehrere Stunden im Dunkeln auf Eis ausgeruht haben, so zeigte die ausgeruhte purpurlose Netzhaut stets entweder nur eine Negativschwankung bei der Lichteinwirkung oder eine solche mit sehr geringem positiven Vorschlag. Beim Kaninchen beobachteten sie auch beim Eintritt des Lichtes eine Negativschwankung ohne positiven Vorschlag. Sie vermutheten, dass dies durch das Absterben der Netzhaut begründet ist, da die Netzhaut beim zweiten Versuche sich in der That als todt erwiesen hat. Sie fanden nämlich, dass auch bei Froschnetzhäuten, die im Absterben begriffen waren, den positiven Vorschlag der zuerst eintretenden negativen Schwankung sehr gering oder völlig verschwunden. Das Pigmentepithel der Retina hat nach ihnen keine electromotorische Fähigkeit. Die Beleuchtung giebt dasselbe Resultat, ob das Licht die vordere oder rückwärtige Fläche der Retina trifft. Chatrin*) untersuchte ebenfalls den Einfluss der verschiedenen Lichtarten auf die Grösse der Stromschwankungen, er hat jedoch bei den Versuchen die Menge des einfallenden Lichtes nicht bestimmt. Diese zuerst bei der natürlichen Erregung der Retina gefundene Doppelschwankung, welche zuerst eine negative (mit positiven Vorschlag) und nach dem Aufhören des Reizes eine positive Schwankung ist, wurde von Hering**) auch für die electrische Reizung jedes Nerven nachgewiesen. Sobald der die Negativschwankung hervorrufende tetanisirende Strom aufhört, folgt der Negativschwankung eine positive Nachschwankung. Man beobachtet sie am besten, wenn der Boussolkreis erst nach dem Aufhören des Reizes geschlossen wird, vorher muss der Nervenstrom compensirt sein. Diese positive Nachschwankung nimmt bei wiederholter Reizung rasch ab, während die Negativschwankung sehr dauerhaft ist. Die positive Schwankung nimmt bis zu einem gewissen Grade mit der Dauer der Erregung zu, sie ist aber schon bei sehr kurzer Erregung nachweisbar, auch mit der Reizstärke wächst die positive Nachschwankung innerhalb gewisser Grenzen. Head***) bestätigt die Beobachtungen Hering's, dass die Negativschwankung von einer positiven gefolgt ist.

*) J. Chatrin, Sur la valeur comparée des impressions monochromatiques chez les Invertebrés. Compt. rend. XC. pag. 41.

**) E. Hering, Ueber positive Nachschwankung des Nervenstromes nach electrischer Reizung. Sitzungsbericht der Wiener Acad. 3. Abtheil. LXXXIX. S. 137.

***) H. Head, Ueber die positiven und negativen Schwankungen des Nervenstromes. Arch. f. d. ges. Physiol. XL. S. 207,

Die electromotorischen Erscheinungen, die an den centralen Organen, Gehirn und Rückenmark zur Beobachtung gelangen, hat zum Theil ebenfalls schon du Bois-Reymond*) beobachtet. Er fand, dass sich jede Schnittfläche beim Gehirn und der Querschnitt des Rückenmarkes negativ verhalten gegenüber dem natürlichen Längsschnitt des Rückenmarkes und der Aussenfläche des Gehirnes. Im Rückenmarke gelang es ihm einen künstlichen Längsschnitt anzulegen, welcher sich positiv gegenüber dem Querschnitt des Rückenmarkes verhielt. Der abgeleitete Strom hatte eine viel geringere Stärke als der unter denselben Verhältnissen vom Nerven abgeleitete. Du Bois-Reymond schrieb dies der Verunreinigung mit künstlichen Querschnitten zu. Die Beobachtungen im Rückenmarke selbst sind nach du Bois-Reymond sehr erschwert durch die zahlreichen Querschnitte der vom Rückenmarke abgehenden Nervenwurzeln.

Setschenow**) hat beim Frosche das Mittelhirn durch einen Querschnitt von der Medulla oblongata getrennt, vom natürlichen Längsschnitte des Rückenmarkes und dem Querschnitte der Medulla abgeleitet. Er fand den gewöhnlichen Strom mit der gewöhnlichen Richtung, beobachtete aber unregelmässig folgende Negativschwankungen, während gleichzeitig die Extremitäten fortwährend Bewegungen ausführten. Er schrieb diese Schwankungen daher einem andauernden Actionszustande der Medulla oblongata zu. Beim Tetanisiren des centralen Stumpfes eines durchschnittenen Ischiadicus wurden die Schwankungen zahlreicher und kleiner und bei starkem Tetanisiren verschwanden sie vollständig, wurden also »gehemmt«. Gotch und Horsley***) beobachteten ebenfalls electrische Vorgänge im Rückenmarke. Sie haben mit einem empfindlichen Capillarelectrometer am Ischiadicus von Kaninchen, Katzen, Affen bei Reizung desselben mittelst eines einzigen Inductionsschlages eine deutliche negative Schwankung beobachtet. Auffallenderweise blieb diese aus, wenn die motorische Zone der Hirnrinde gereizt wurde; wenn jedoch vom Längs- und Querschnitte des Rückenmarkes abgeleitet wurde, trat nach Rindenreizung negative Schwankung auf. Beck†) hat merkwürdige Beobachtungen über »Actionsströme« der centralen Organe mitgetheilt. Er hat das Gehirn und Rückenmark des Frosches »behutsam aus dem Knochencanale herauspräparirt, in Verbindung mit Kreuzbein und Hinterbeinen«. Er

*) Siehe seine Untersuchung etc. II.

**) J. Setschenow, Galvanische Erscheinungen an der cerebrospinalen Achse des Frosches; vorl. Mittheil. im Arch. f. d. ges. Physiol. XXV. S. 281 und galvanische Erscheinungen an dem verlängerten Marke des Frosches; Arch. f. d. ges. Physiol. XXVII. S. 254.

***) Fr. Gotch and V. Horsley, Observations upon the electromotive changes in the mammalian spinal cord following electrical excitation of the cortex cerebri. Preliminary Notice, Proceed. Roy. Soc. XLV. p. 18.

†) Dr. A. Beck, Die Bestimmung der Localisation der Gehirn- und Rückenmarksfunctionen mittelst der electrischen Erscheinungen. Centralbl. f. Phys. IV. S. 473.

fand, nachdem er in verschiedener Höhe unpolarisirbare Electroden an die Oberfläche des Rückenmarkes angelegt hatte, einen Strom in dem Sinne, dass die dem Gehirn naher gelegenen Theile negativ sind, gegenüber den entfernteren. Der Verfasser sieht diese Ströme als Actionsströme an, als Ausdruck des Actionszustandes der höher gelegenen Theile. Liegt die rückwärtige Electrode an der Lendenanschwellung, so erzeugt die Erregung des Ischiadicus negative Schwankung in dem Sinne der Abnahme der positiven Spannung der Lendenanschwellung. Bei Hunden und Kaninchen wurden die Weichtheile und Knochen des Schädels mit Schonung der Dura mater entfernt, hierauf die Dura gespalten und die unpolarisirbaren Electroden auf die graue Substanz gebracht. Während beim Rückenmark der Ausschlag constant blieb, zeigte er beim Gehirne fortwährend Schwankungen, nach Ansicht des Verfassers als Ausdruck der beständigen Veränderungen des Actionszustandes der Gehirntheile. Die Schwankungen sind unabhängig vom Puls, Respiration und Bewegungen des Thieres. Sobald man eine sensible Reizung Erregung hervorruft, verschwinden die Schwankungen; es bleibt ein Ausschlag, der schliessen lässt, dass die Centren in Erregung sind, welche den entsprechenden Nerven zugehören: Reizung des Auges durch Magnesiumlicht erzeugt Negativschwankung des gekreuzten Lobus occipitalis bei Hunden und des ganzen hinteren Theiles der Hemisphären bei Kaninchen Diese Beobachtung stimmt mit denen Munk's überein. Nicht so eclatant sind die Erscheinungen bei Reizung des Hörnerven, weil das Anlegen an den unteren Theil des Schläfenlappens sehr schwierig ist. Bei Reizung der Hautnerven aber war die entsprechende Region der Hirnrinde negativ.

v. Fleischl*) hat ähnliche Beobachtungen gemacht; wenn von zwei Punkten der Gehirnoberfläche abgeleitet wird, so erhält man bei Reizung eines Sinnesorganes (z. B. eines Auges), dessen centrale Projection eine der zum Galvanometer abgeleiteten Stellen ist, einen Ausschlag in bestimmten Sinne; reizt man das entsprechende Sinnesorgan der anderen Seite, so erhält man einen Ausschlag in entgegengesetztem Sinne. Wird das Thier chloroformirt, so erhält man keine Spur eines Ausschlages; nach dem Erwachen des Thieres erhält man wieder positive Resultate. Er schliesst daraus, dass die Narkose auf einer temporären Lähmung der Gehirnoberfläche beruht.

Galvanisches Verhalten der Muskeln.

Matteucci hat zuerst gefunden, dass das Innere der Muskelsubstanz sich negativ gegen die Oberfläche derselben verhält. Du Bois-Reymond jedoch hat die Gesetze, welche der Erscheinung zu Grunde

*) E. Fleischl v. Marxow, Mittheilung betreffend die Physiologie der Hirnrinde. Centralbl. f. Physiol. IV. S. 537.

liegen, klar gelegt und in seinem vorläufigen Abriss*) veröffentlicht Um die Gesetze zu demonstriren, bedient man sich am besten des Froschsartorius, welcher aus dem Thiere herauspräparirt und durch Querschnitte losgetrennt ist. Legt man den Querschnitt an die eine Electrode und einen Punkt des Längsschnittes an die andere unpolarisirbare Electrode, so zeigt das Galvanometer einen kräftigen Strom an, der die Nadel bei empfindlichen Instrumenten bis an die Hemmung führt. Die Stromrichtung ist die vom Längsschnitte durch das Galvanometer zum Querschnitte und im Muskel vom Querschnitte zum Längsschnitte. Es ist zu bemerken, dass auch der sogenannte künstliche Längsschnitt, wenn also z. B. der Muskel der Länge nach gespalten worden ist, positiv wie der natürliche Längsschnitt zum künstlichen Querschnitte sich verhält, jedoch sind die von künstlichen Längsschnitten abgeleiteten Ströme schwächer als die von den natürlichen. Leitet man von zwei Längsschnittpunkten ab, so erhält man einen viel schwächeren Strom, wobei der dem Aequator nähere Punkt sich positiv gegen irgend einen dem Querschnitt näheren Punkt verhält. Sind beide Längsschnittpunkte vom Aequator also auch von den Querschnitten gleich weit entfernt, so erhält man keinen Strom. Wird von zwei Punkten des künstlichen Querschnittes abgeleitet, so ist der der Achse nähere Punkt der negativere Wenn man den Muskelcylinder verkleinert, sei es durch Verkürzung oder durch Anlegung künstlicher Längsschnitte, so kann immer in derselben Weise von dem kleinsten Muskelstückchen ein Strom in demselben Sinne abgeleitet werden; also die kleinsten Muskelstückchen sind electromotorisch wirksam, so dass wir sagen müssen, dass jeder einzelnen Muskelfaser diese Eigenschaft zukommt, dass sich ein Längsschnittpunkt positiv gegen jeden Punkt des künstlichen Querschnittes verhält. Ist der künstliche Querschnitt nicht, wie es gewöhnlich ist, senkrecht gegen die Achse des Muskels gelegen, sondern schief, so ist sowohl der galvanische Aequator als der galvanische Mittelpunkt der Querschnittfläche gegen den geometrischen Aequator und geometrischen Mittelpunkt verschoben Durch schiefliegenden Querschnitt werden Muskelrhomben gebildet, und man findet, dass bei solchen Muskelrhomben Punkte, die bei gewöhnlichen Muskelpräparaten bei ihrer Ableitung keine Ströme geben, sich als wirksam erweisen. Leitet man bei solchen Muskelrhomben von zwei gleich weit vom Aequator liegenden Punkten ab, so verhält sich der dem stumpfen Winkel nähere Punkt positiv gegen den dem spitzen näheren und leitet man vom spitzen Winkel des Querschnittes und vom stumpfen ab, so erhält man ebenfalls einen Strom, welcher vom stumpfen durch das Galvanometer zum spitzen geht. Diesen letzteren Strom bezeichnet du Bois-Reymond als »Neigungsstrom«. Die

*) Du Bois-Reymond, Vorläufiger Abriss einer Untersuchung über den sogenannten Froschstrom und über die electromotorischen Fische Poggendorff's Annalen der Physik und Chemie. Januar 1843. Band LVIII. S. 1.

Neigungsströme können auch dadurch hervorgerufen werden, dass man senkrecht zur Achse angelegte Querschnitte schiefzieht. Die so erhaltenen Ströme sind von du Bois-Reymond zur Klasse des sogenannten »ruhenden Muskelstromes« gerechnet worden.

Man hat die electromotorischen Kräfte, welche diese Ströme veranlassen, gemessen und du Bois-Reymond hat dieselben gleich 0,035 — 0,075 Dan. gefunden. Chapman und Brubacker (l. c.) haben am Gastrocnemius eine electromotorische Kraft von 0,0696 Dan. gefunden. Hier muss bemerkt werden, dass die Gesetze nur bei Muskeln mit regelmässigem Baue (parallelfaserigen Muskeln) rein zum Ausdruck gelangen. Bei Muskeln mit complicirtem Baue, z. B. beim Gastrocnemius, werden die Erscheinungen natürlich complicirter sein. Wir wollen uns auf die Betrachtung derselben hier nicht einlassen. Bei den ursprünglichen Beobachtungen du Bois-Reymond's ist immer Kochsalz von den Bäuschen durch die dünnen Eiweisshäutchen in die Muskel hinein diffundirt und es konnte auf diese Weise Reizung der Muskelsubstanz, Aetzung derselben, hervorrufen. Deshalb hat du Bois-Reymond, so lange er diese Versuchsmethode anwendete, auch bei natürlichen Querschnitten, das ist dem Uebergang der Muskelfasern in die Sehnenfasern oder den Ansätzen der Muskelfasern an den Knochen die Erscheinungen erhalten, wie von künstlichen Querschnitten. Nachdem dieser Fehler entdeckt worden ist und die Thonstiefelelectroden angewendet worden sind, fand du Bois-Reymond, dass der sogenannte natürliche Querschnitt nahezu wirkungslos ist, und dass von unversehrten Muskeln kein Strom abgeleitet werden konnte; unversehrte Muskel sind stromlos. Um diese Erscheinung zu erklären, hat du Bois-Reymond angenommen, dass die Muskelsubstanz im natürlichen Querschnitte eine besondere Eigenschaft besitzt, die er als Parelectronomie bezeichnete. Man hat wiederholt versucht, von den Muskeln in ihrer natürlichen Lage im Körper Ströme abzuleiten und du Bois-Reymond fand hierbei, dass beim Frosche die Haut der Sitz einer bedeutenden electromotorischen Kraft ist, durch welche die Untersuchung der Muskeln in Bezug auf ihre electromotorische Eigenschaft ausserordentlich erschwert wird. Durch Aetzung der Haut mit Kochsalzlösung beseitigte er die electromotorische Kraft der Haut. Hermann hat jedoch gezeigt, dass das Kochsalz bis zu den Muskeln vorgedrungen sein muss, und dass man völlige Stromlosigkeit der Froschmuskeln nachweisen kann, wenn man die Zerstörung der electromotorischen Kräfte in der Weise rasch vornimmt, dass man den Frosch durch 10 Secunden, nachdem er vorher curarisirt worden war, in gesättigte Sublimatlösung taucht, mit Wasser abspült und schnell von zwei beliebigen Punkten ableitet, damit keine Zeit verloren wird, bevor die Aetzung eintritt. Wenn man den Gastrocnemius des Frosches herauspräparirt und zwar so, dass nichts vom ätzenden Hautsecret auf den Muskel kommt, so findet man ihn ebenfalls vollkommen stromlos. Ebenso hat Engelmann das Herz vollständig stromlos gefunden, ob-

wohl frühere Untersucher die Herzspitze negativ gegenüber der übrigen Herzoberfläche gefunden hatten. Der Muskelstrom ist mit allen zu Gebote stehenden Mitteln nachgewiesen worden, durch den Multiplicator, durch das Spiegelgalvanometer, durch das Capillarelectrometer, durch das Quadrantelectrometer, durch Inductionswirkung, durch das Telephon, indem man in den Stromkreis ein Unterbrechungsrad einfügte (Hermann), durch die electrolytische Wirkung desselben. Du Bois-Reymond hat mit Hilfe des Muskelstroms Jodkaliumkleister zerlegt. Auch das physiologische Rheoskop, der stromprüfende Froschschenkel diente zum Nachweis desselben. Wenn man den Stromkreis in seinem metallischen Theile schliesst oder durchbricht, erhält man Zuckung des Schenkels. Auch die Zuckung ohne Metalle beruht auf der Schliessung oder Unterbrechung des Muskelstromes. Wenn man den Nerven des stromprüfenden Froschschenkels so auf einen Muskel fallen lässt, dass er auf den künstlichen Querschnitt oder an eine verletzte Stelle und auf den Längsschnitt zu liegen kommt, so tritt jedes Mal beim Auffallen des Nerven Zuckung ein. Endlich kann man den Muskel durch Schliessung seines eigenen Stromes zum Zucken bringen, wie es Hering*) gezeigt hat. Wenn man den Muskel mit dem Ende, an welchem sich ein künstlicher Querschnitt befindet, in eine gut leitende Flüssigkeit taucht, so zuckt derselbe im Momente des Eintauchens, weil der Muskelstrom zwischen Längs- und Querschnitt plötzlich abgeleitet wird. Dieses Verhalten ist besonders zu berücksichtigen, wenn verschiedene Lösungen auf ihre Fähigkeit, den Muskel auf chemischem Wege zu erregen, untersucht werden sollen.

Das Gesetz des ruhenden Muskelstromes lässt sich in folgender Weise formuliren: Jeder Punkt des Längsschnittes ist positiv gegen jeden Punkt des künstlichen Querschnittes. Die Längsschnittpunkte sind um so positiver, je näher sie dem Aequator liegen, und die Punkte des künstlichen Querschnittes sind um so negativer, je näher sie der Achse liegen. Zwei vom Aequator gleich weit entfernte Punkte des Längsschnittes, ebenso zwei von der Achse gleich weit entfernte Punkte des Querschnittes geben bei der Ableitung keine Ströme.

Der Ruhestrom ist nur im lebenden Muskel hervorzurufen, der todte Muskel giebt keinen solchen; sobald die Todtenstarre eintritt, erlischt das Vermögen des Muskels, den Ruhestrom zu zeigen. Es ist hierbei anzuführen, dass es Waller**) bei der Katze auch nach Eintritt der Todtenstarre gelungen ist, den Ruhestrom sogar durch acht Tage in geringem Grade fortbestehen zu sehen. Engelmann***) machte die

*) Sitzungsbericht der Wiener Acad. 3. Abth. LXXIX. 1879.

**) A. Waller, Note sur la force électromotrice des muscles d'un animal à sang chaud (chat) après la mort. Arch. de physiol. norm. et patholog. 1888. I. pag. 457.

***) Engelmann, Arch. f. d. ges. Physiol. XV. S. 161. 1877.

merkwürdige Beobachtung, dass an sogenannten pleiomeren Muskeln, welche durch inscriptiones tendineae in mehrere der Reihe nach hintereinander folgende Abtheilungen gesondert sind, also am Rectus abdominus, Gracilis, Semimembranosus des Frosches, endlich am Herzen, dessen Muskelfasern aus einer Reihe hintereinander liegenden einzelnen Muskelzellen bestehen, der Strom nach Anlegung eines künstlichen Querschnittes sehr bald abnimmt und vollständig auf Null herabsinken kann (also genau wie wir es bei Nerven gesehen haben), und dass derselbe wieder in seiner vollen Kraft erscheinen kann, wenn man in der dem Querschnitt folgenden, noch unversehrten Faserlage einen neuen Querschnitt anlegt. Es rührt diese Erscheinung davon her, dass nur die verletzten Muskelfasern absterben, also das Muskelende nur bis zur nächsten Sehneninschrift zu Grunde geht, während die übrigen Theile des Muskels ihre volle Lebensfähigkeit bewahren. Am Herzen stirbt nur die verletzte Muskelzelle, die übrigen Zellen der betreffenden Muskelfasern bleiben lebensfähig. Wenn daher ein neuer Querschnitt angelegt, also der alte »aufgefrischt« wird, erscheint der Muskelstrom in seiner früheren Grösse wieder. Es ist diese Beobachtung Engelmann's ein neuer Beweis dafür, dass die unversehrten Muskeln stromlos sind. Engelmann beobachtete aber ausserdem noch, dass bei gewöhnlichen Muskeln auch die verletzten Fasern wieder stromlos werden können, wenn die Durchschneidung des Muskels subcutan ausgeführt und Circulation und Inervation vollständig intact erhalten worden ist. Es ist also in diesem Falle durch die natürlichen Lebensbedingungen des Muskels die Stromlosigkeit der verletzten Faser wieder hergestellt worden. Die meisten Mittel (nicht alle; Biedermann*) fand an Muskeln, welche durch Aether zuckungs- und leitungsunfähig gemacht, jedoch noch nicht starr waren, noch den sogenannten Demarkationsstrom [Ruhestrom]), die die Erregbarkeit des Muskels herabsetzen, wirken schwächend auf den Ruhestrom. Gefrieren oder Wärmestarre wirken vernichtend auf den Ruhestrom; es fand Hermann**), dass sich wärmere Theile des lebenden Muskels positiv gegen kältere verhalten. Wir haben gesehen, dass unversehrte Muskeln keine Ströme geben; erst durch den »künstlichen Querschnitt« wird der Strom hervorgerufen. Diese Hervorrufung des Stromes findet also statt durch Verletzung eines Theiles der Fasern durch das Messer. Er wird aber auch hervorgerufen durch alle Aetzmittel, durch höhere Temperatur u. s. w., kurz durch Mittel, welche einen entsprechenden Abschnitt der Muskelfasern tödten, kann der »künstliche Querschnitt« erzeugt werden. Stromentwickelnd wirken nach Biedermann***) Fleischwasser, Kalium-

*) W. Biedermann, Ueber die Einwirkung des Aethers auf einige electromotorische Erscheinungen an Muskeln und Nerven. Wien. Acad. III. Abth. XCVII. S. 84.

**) Pflüger's Arch. IV. S. 163.

***) W. Biedermann, Ueber die Abhängigkeit des Muskelstromes von localen, chemischen Veränderungen der Muskelsubstanz. Sitzungsbericht der Wien. Acad. LXXXI. 3. Abth. S. 74.

salzlösungen; das Auswaschen mit 0,6prozentiger Kochsalzlösung beseitigt die Negativität wieder, auch an mit Aetherdämpfen unerregbar gemachten Muskeln gelingt der Versuch; die stromentwickelnde Wirkung des künstlichen Querschnittes sucht er zurückzuführen auf die Entstehung von Kaliphosphat; selbst stärkere Natronlösungen (des Sulphates, des Carbonates) wirken nicht stromentwickelnd, auch das Veratrin nicht; ebenso wirkt destillirtes Wasser nicht stromentwickelnd. Gequollene Theile sind gegen den Rest des Muskels stromlos. Durch 2prozentige Kochsalzlösungen lassen sich solche wasserstarre Muskeln wieder restituiren. Constante Ströme erzeugen bei ihrer Durchströmung im Muskel nach du Bois-Reymond keinen Electrotonus. Hermann konnte jedoch einen solchen an dunnen Muskeln auch schon bei den schwächsten Strömen nachweisen mit allen Erscheinungen, die wir beim Nerven ausführlich besprochen haben.

Du Bois-Reymond hat zuerst gezeigt, dass der Ruhestrom bei der Erregung abnimmt. Er hat diese Erscheinung als die Negativschwankung bezeichnet. Wir haben sie auch bei den Nerven kennen gelernt. Wenn man von einem Muskel wirksam ableitet und seinen Nerven tetanisirt, so erhält man die Negativschwankung. Du Bois-Reymond hat gezeigt, dass dieselbe nicht verursacht wird etwa durch eine Verschiebung der Electroden oder durch die Formveranderung des Muskels, er hat die letztere durch Ausspannung des Muskels verhindert, nicht durch hereinbrechende Schleifen des erregenden Stromes. Ferner hat er gezeigt, dass sie nicht begründet ist in einer Widerstandsabnahme im Muskel während seiner Erregung. Sie zeigt sich nämlich auch sehr schön, wenn der Ruhestrom compensirt ist (genau so wie beim Nerven, siehe S. 627). Die Negativschwankung ist somit begrundet in einer Aenderung der electromotorischen Kraft des Muskels während einer Erregung. Sie hängt ab von der ursprünglichen Grösse des Ruhestromes wie beim Nerven, und finden wir sie bei sogenannter stromloser Anordnung nicht. Im unversehrten Muskel wird kein Ruhestrom beobachtet, und sollte man daher vermuthen, dass auch keine Negativschwankung beobachtet wird; trotzdem tritt sie an unversehrten, also parelectronomischen Muskeln beim Tetanisiren auf. Es ist dies somit keine Schwankung eines Stromes, weil überhaupt keiner da ist. Es hat daher Hermann diesen Strom, weil er durch die Thätigkeit des Muskels hervorgerufen wird, als »Actionsstrom« bezeichnet. Wir haben gesehen, dass er die Negativschwankung bei Nerven mit demselben Namen bezeichnet hat. Den Grund des Erscheinens dieses Stromes an unversehrten Muskeln werden wir später noch kennen lernen. Die durch einen Momentanreiz hervorgerufene Schwankung konnte du Bois-Reymond mit seinem Apparate noch nicht wahrnehmen, doch ist sie bei den heute angewendeten Instrumenten, z. B. bei den Spiegelgalvanometern, deutlich sichtbar. Du Bois-Reymond hat, trotzdem er sie mit seinem physikalischen Instrumente nach Momentanreizen nicht wahrnehmen konnte, mit dem physiologischen

Rheoskop dieselbe demonstrirt. Wenn man den Nerven des stromprüfenden Froschschenkels über den künstlichen Querschnitt und Längsschnitt eines mit seinem Nerven in Verbindung stehenden Muskels bringt und diesen Muskel durch eine Momentanerregung seines Nerven zum Zucken bringt, so zuckt auch der Froschschenkel. Diese Erscheinung ist als »secundäre Zuckung« bezeichnet worden. Matteucci hat sie zuerst gesehen, jedoch du Bois-Reymond hat sie zuerst erklärt*). Bei dem Tetanisiren des Nerven des ersten Muskels, also bei der Durchsendung einer grossen Reihe von einzelnen Inductionsschlägen durch denselben, erhält man secundären Tetanus, d. h. eine dauernde Contraction. Dadurch wird bewiesen, dass jedem Momentanreiz auch eine einzelne Negativschwankung entspricht, und diese zahlreichen Negativschwankungen des ersten Muskels Tetanus des zweiten hervorrufen. Würde nähmlich die Negativschwankung nur auf einer constanten Abnahme des ursprünglichen Muskelstromes beruhen, so würde der zweite Muskel nur eine Anfangszuckung zeigen,

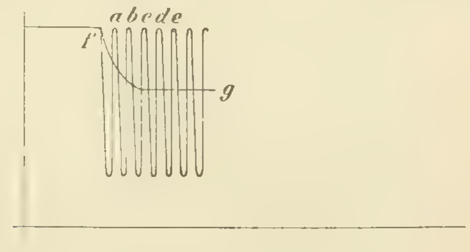


Fig. 245.

aber nicht in Tetanus gerathen können. So hat schon du Bois-Reymond die Erscheinung erklärt und geschlossen, dass der Magnet viel zu träge sei, um den beim Tetanisiren des Nerven auftretenden Negativschwankungen des Muskelstromes zu folgen. Die wahre Curve des Muskelstroms während des Tetanisirens musste so aussehen, wie die in Fig. 245 (nach du Bois-Reymond) mit den einzelnen Gipfeln *a*, *b*, *c* u. s. w. gezeichnete Curve. Der Magnet jedoch giebt nur die einfache Schwankungscurve *fg* an, welche der Summe der Einwirkungen auf den Magnet während des Tetanisirens entspricht. Den secundären Tetanus hat in jüngster Zeit Schonlein**) untersucht. Man hat sogar den Moment des Eintrittes der negativen Schwankung nach einem

*) Neuere Untersuchungen über diesen Gegenstand sind ausgeführt von R. J. Anderson, Ueber secundäre Wirkungen vom Herzen auf Muskeln, Untersuchungen des physiol. Instituts. Heidelberg. IV. S. 274.

Ferner von E. Nagy v. Regéczy, Ueber die durch die negative Schwankung des Muskelstromes in einem anderen Muskel direct ausgeloste Zuckung. Pflüger's Arch XLIV. S 469.

**) K. Schonlein, Versuche über secundären Tetanus bei verschiedenen Reizfrequenzen. Dissert. Halle 1880.

Momentanreiz damals bestimmt. So hat Kölliker und Müller*) gesehen, dass, wenn der Nerv des stromprüfenden Froschschenkels dem Langs- und Querschnitt eines pulsirenden Herzens angelegt wird, die secundare Zuckung des Froschsschenkels jedes Mal früher als die Systole selbst eintritt. Es geht somit die Negativschwankung dem Eintritt der Muskelcontraction selbst voraus. Helmholtz hat an den Muskel eines mit demselben in intacter Verbindung stehenden Nerven 1 den Nerven 2 eines anderen Muskels, welcher an der Trommel eines Myographions schrieb, so angelegt, dass das Ende des zweiten Nerven uber den künstlichen Querschnitt und Längsschnitt des Muskels 1 gelegt war. Er hat nun mit den bekannten Apparaten die Zeit gemessen, welche verfloss zwischen der Reizung des Endes des Nerven 1 und des Eintrittes der Muskelzuckung des Präparates 2, ferner die Zeit, welche verfliesst vom Momente der Reizung des Endes des Nerven 2 und des Eintrittes der Zuckung im Muskel 2, die erste Zeit muss natürlich grosser sein als die zweite und zwar um jenen Theil, welchen die Erregung braucht, um im ersten Nerven von der Reizstelle zum Muskel zu gelangen, und jenen, welchen die Negativschwankung zu ihrer Entstehung im Muskel 1 bedarf. Der erste Zeittheil ist bekannt und kann daher von der Summe abgezogen werden, und man erhält so die Zeit, welche die Negativschwankung zu ihrer Entstehung braucht. Helmholtz fand, dass dieselbe nur $^1/_{200}$ Secunden ist, während die Latenzzeit der Muskelzuckung $^1/_{100}$ Secunde beträgt, also eine doppelt so grosse Zeit. Hieraus folgt, dass die Entstehung der Negativschwankung in die Latenzperiode der Muskelzuckung fällt und zwar ungefähr in die Mitte derselben. v. Bezold schloss aus besonderen Versuchen, dass sie gegen den Anfang der Latenzperiode des Muskels verschoben ist. Bernstein**) fand, dass der Schall, welchen man im Stethoskop wahrnimmt, wenn ein Muskel durch einen Momentreiz zur Contraction gebracht wird, gleichzeitig vernommen wird mit dem im Telephon erscheinenden, wenn von dem Muskel gleichzeitig mit Hilfe eingestochener Nadeln die Negativschwankung abgeleitet wird; er schloss daraus, dass der bei der Zuckung erscheinende Ton nicht mit der Zuckung, sondern mit der Negativschwankung zusammenfällt. Burdon-Sanderson jedoch konnte nachweisen, dass die Negativschwankung gleichzeitig mit der Muskelzuckung eintritt; beim Aufschreiben der Zuckung durch den ganzen Muskel kann es nämlich geschehen, dass der Anfang der Zuckung nicht dem Momente entspricht, in welchem alle Muskelfasern in Contraction gerathen, sondern, dass die einen Muskelfasern sich früher contrahiren als die anderen. Der Moment des Eintrittes

*) Kölliker und Müller, Verhandlungen der physic.-med. Ges. in Würzburg. VI. S. 528. 1856.

**) J. Bernstein, Ueber den mit einer Muskelzuckung verbundenen Schall und das Verhältniss desselben zur negativen Schwankung. Untersuchung an d. physiol. Inst. d. Universität Halle. Heft 2. S. 185.

dieser Contraction kann aber dadurch verdeckt werden, dass die Verkürzung der einen durch Ausdehnung der anderen Abtheilung compensirt wird. Er hat deshalb nicht die Verkürzung des Muskels benutzt, sondern die Vedickung desselben, indem er denselben Zeichenhebel, welcher auf die Muskelfaser aufgelegt wird, auch als Electrode für den directen Reizstrom benutzte, so dass er Formveränderungen der unmittelbar darunter liegenden Muskelfasern sofort beobachten konnte. Es wurde bei seinem Versuche die Dickenänderung des Muskels, ferner die Schwankung des Capillarelectrometers, ferner der Schatten einer schwingenden Stimmgabel und eines electrischen Signales, welches den Reizmoment angab, auf einen hell erleuchteten, verticalen Spalt geworfen, hinter welchem eine sehr empfindliche photographische Trockenplatte an der Linse eines Pendelmyographions vorbeigeführt wurde. Er fand, dass der Beginn der Formveränderungen genau zusammenfällt bei directer Reizung mit dem Beginn der Negativschwankung (Actionsstrom), und dass die für die Negativschwankung und die Contraction gleich grosse Latenzperiode etwas kürzer als allgemein angenommen wird, nämlich 0,005 Secunden ist. Im Jahre 1867 hat Bernstein*) zuerst beim Muskel dieselbe mit Hilfe seines Differential-Rheotoms (wir haben das demselben zu Grunde liegende Princip und seine Einrichtung schon kennen gelernt, s. S. 612), in derselben Weise genau untersucht, wie wir es schon bei den Nerven ausführlich auseinandergesetzt haben. Er fand, dass die Negativschwankung in dem Momente eintritt, in welchem die Erregung an dem abgeleiteten Längsschnitt eintrifft. Es besitzt also die Negativschwankung in diesem Sinne kein Latenzstadium, jedem Momentanreiz folgt eine Schwankung. Der Ruhestrom sinkt steiler als er ansteigt. Die Fortpflanzungsgeschwindigkeit der Negativschwankung ist gleich der der Contraction im Muskel, im Mittel 2,93 *m*. Hermann**) findet beim Rheotomversuch am Vorderarme des Menschen die Muskelleitungsgeschwindigkeit zwischen 13 und 15, ja einmal zu 20,2 *m*. Bernstein hat von Muskeln von beiden Längsschnitten abgeleitet, und die Vorgänge bei momentaner Reizung mit seinem Rheotom untersucht. Er fand eine doppelsinnige Schwankung, wie sie später von Hermann bei den Nerven gefunden worden ist (siehe S. 632). Zuerst war die der Reizstelle nähere Electrode negativ, hierauf aber die entferntere negativ gegenüber der näheren; es läuft also eine Schwankungswelle, welche die Erregungswelle begleitet, über den Muskel ab, die Erregungswelle ist von einer negativen Welle begleitet, es erscheint also die erregte Muskelsubstanz negativ, gegenüber der nicht erregten. Hermann***) hat die wellenförmige

---

*) J. Bernstein, Monatsber. d. Berliner Acad. 1867. S. 444. Untersuchungen über den Erregungsvorgang im Nerven- und Muskelsysteme. Heidelberg 1871.

**) L. Hermann, Nachträgliches zu den Actionsströmen der Muskeln. Arch. f. d. ges. Physiol. XXIV. S. 294.

***) Siehe Handbuch der Physiol. von Hermann. I. 1. Abtheil. S. 213.

Fortpflanzung auch für die indirecte Reizung vom Nerven aus nachgewiesen.

Neue Rheotomversuche sind von Schönlein*) angestellt worden. Die Dauer der Schwankung ist im Mittel 0,004 Secunden, die Länge einer solchen Reizwelle im Muskel ist 12 *mm*; so lange ist also der Muskelabschnitt, dessen Theile gleichzeitig in Erregung sind. Die natürlichen Faserenden sind stromlos, also parelectronomisch. Sie verhalten sich, wie Hermann**) gezeigt hat, wie Langsschnittpunkte; man erhält bei Ablenkung vom Längsschnitte und naturlichem Faserende nach der Reizung eine doppelsinnige Schwankung, bei Ableitung vom Längsschnitte und künstlichen Querschnitte tritt stets nur eine einsinnige Schwankung auf, da die Erregung wie beim Nerven auch beim Muskel am künstlichen Querschnitte erlischt. Nach Bernstein's Versuch nimmt die Negativitat bei Ablauf der Erregung durch den Muskel ab, diese Abnahme bezeichnet Hermann als Decrement. Die Eintrittsstelle des Nerven wird also starker negativ nach der Reizung als das Ende; daher zeigt auch der stromlose Muskel einen Actionsstrom, welcher von der Eintrittsstelle des Nerven zum Ende des Muskels in letzterem gerichtet ist (»atterminal« nach Hermann). An ganz frischen Muskeln jedoch findet sich nach du Bois-Reymond kein Decrement, welche Beobachtung auch von Hermann***) durch seine Rheotomversuche am lebenden Menschen bestatigt wird; am ganz normalen Muskel ist also kein Decrement der Erregungswelle vorhanden.

Diese Versuche am Menschen sind von Hermann in der Weise angestellt worden, dass er durch Seilelectroden, die um das Glied, von welchem er den Strom ableiten will, geschlungen werden, die Verbindung mit dem Galvanometer hergestellt hat. Diese Seilelectroden sind mit Zinkvitriollosung getrankt und befinden sich mit einem Ende in einem mit Zinklösung gefüllten Glasrohre, aus welchem ein amalgamirtes Zinkblech den Strom ableitet. Von den Ableitungselectroden befindet sich bei dem erwähnten Versuch die eine am dicksten Theile des Vorarmes, die andere dicht über dem Handgelenk. Gereizt wurde am Oberarm, in der Nähe des Schultergelenkes, der Plexus axillaris. Mit Hilfe des Differential-Rheotoms wurden die Phasen in bekannter Weise gesondert. Die Muskelpartien an der oberen Electrode, welche ungefähr in der Nähe der Nerveneintrittsstelle liegen, wurden gegen die entfernteren am Handgelenke nicht starker negativ in der ersten Phase, wie letztere gegen die ersteren in der zweiten Phase. Es kann

---

*) K. Schönlein, Die Summation der negativen Schwankungen. Arch. f. Anat. und Physiol. 1886. S. 251.

Derselbe. Versuche über den zeitlichen Verlauf des Muskelstromes im Tetanus. Pflüger's Arch. XLV. S. 134.

**) L. Hermann, Handbuch der Physiol. I, 1. S. 210 ff.

***) L. Hermann, Handbuch der Physiol. I., 1. S. 224.

somit vom intacten ganzen Thierkörper von den Muskeln nach aussen kein Strom geleitet werden, da sowohl der ruhende als auch der thätige Muskel keinen nach aussen wirksamen Strom abgiebt.

Wird der ganz unversehrte Muskel direct total gereizt, so zeigt sich ebenfalls kein Decrement (Hermann). Auch im Herzmuskel sind die Actionsströme durch negative Erregungswellen bedingt.*) Die Negativschwankung des Muskelstromes kann auch durchs Telephon wahrgenommen werden. Hermann**) konnte mit den ursprünglichen Telephonen dieselbe nicht wahrnehmen, jedoch gelang es schon Bernstein und Schönlein***) die negative Schwankung des Muskelstromes beim Tetanus mit Hilfe der vervollkommneten neuen Telephone wahrzunehmen. Wedenskii†) bestätigt diese Beobachtung, er konnte die Grenze der Reizfrequenz, bei welcher der Ton mit derselben noch unison ist, nicht bestimmen. Bei 2500 in der Secunde durch das Toninductorium erzeugten Reizen erfolgt kein Ton mehr, sondern nur ein hauchendes Geräusch (Bernstein hat bei 700 noch einen unisonen Ton gehört). Bei chemischer Reizung (Kochsalz, Glycerin) hörte er ein tiefes Geräusch. Ebenso hörte er bei natürlichem und Strychnin-Tetanus bei Fröschen und Saugethieren nur Geräusche, welche durchaus keinen musikalischen Character haben. Sie sind den Geräuschen ähnlich, die man erhält bei chemischer Reizung und mit dem Inductorium. Die Frequenz dieses Geräusches kann möglicher Weise auf peripheren Apparaten in dem Muskel selbst beruhen.

Die Schwankung ist auch mit dem Capillarelectrometer beobachtet worden, so von Martius††), welcher fand, dass die Negativschwankungen des Muskelstromes beim Tetanisiren (18—30 per Secunde) vollkommen isarythmisch sind. Ebensolche Beobachtungen hat Lee†††) gemacht und Bourdon-Sanderson und Page*†), welche die photographische Methode dazu benutzten.

---

*) A. Waller and E. W. Reid, On the action of the excised mammalian heart. Proceed. Roy. Soc XLI. S. 461.

Dieselben, Diphasic variation in the ventricles of the spantaneously beating excised heart of a dog. Proceed. physiol. Soc. 1886. Journ. of physiol. VII., p. X, XIII.

**) L. Hermann, Handbuch der Physiol. I, 1. S. 204

***) J. Bernstein mit C. Schönlein, Telephonische Wahrnehmung der Schwankungen des Muskelstromes bei der Contraction. Sitzungsber. der naturf. Gesellsch. zu Halle. 1881. 8. Mai.

†) N. Wedenskii, Ueber die telephonischen Erscheinungen im Muskel bei künstlichem und natürlichem Tetanus. Arch. f. Anat. und Physiol. 1883. S. 313.

H. Kronecker, Zusatz hierzu, ebendaselbst. S. 326.

††) Fr. Martius, historisch-kritische und experimentelle Studien zur Physiol. des Tetanus. Arch. f. Anat. und Physiol. 1883. S. 542.

†††) Fr. S. Lee, Ueber die electrischen Erscheinungen, welche die Muskelzuckung begleiten. Arch. f. Anat. und Physiol. 1887. S. 204.

*†) J. Bourdon-Sanderson and F. J. M. Page, On the electrical phenomena of the excitatory process in the heart of the frog and of the tortoise, as investigated photographically. Journ. of physiol. IV. p. 327.

Der ideomuskuläre Wulst (siehe das Kapitel Bewegungslehre) verhält sich ebenfalls als in Erregung begriffener Theil des Muskels negativ gegenüber dem Muskelreste*). Kühne**) hat in jüngster Zeit eine merkwürdige Beobachtung gemacht, die möglicherweise auch auf einem electrischen Vorgange beruht. Wenn zwei curarisirte Froschsartorien eine Strecke weit so fest aneinander gelegt werden, dass der eine die Fortsetzung des andern ist, oder wenn man sie mit einem Faden zusammenschnürt oder presst (der bei der Linearpressung erforderliche Druck beträgt 200 bis 500 g), so pflanzen sich alle irgend wie (auch chemisch) erregten Contractionen des einen auf den andern fort. Diese secundäre Wirksamkeit erstreckt sich nur auf die von der Pressung getroffenen Fasern. Werden Blattgold oder eine dünne thierische Membran oder ein dünner Isolator (Kautschukpapier, Glaslamellen) zwischen die Muskel gebracht, so bleibt das Mitzucken aus; alles spricht für die electrische Natur der Uebertragung. Die gepressten Muskel sind an sich erregbarer und gerathen leichter in tetanische, die Reizung überdauernde Erregung. Die gepresste Muskelstrecke nimmt an den Zuckungen der unversehrten kaum theil und lässt oft die Erregung nicht durch sich hindurch; bei directer Reizung zeigt sich die erhöhte Erregbarkeit. Wenn ein Nerv mit einem Muskel gepresst wird, so wird der Nerv nicht secundär erregt. Die Ursache der secundären Erregung ist noch unklar. Biedermann***) glaubt, dass die von Grünhagen gemachte Beobachtung, dass vertrocknende Muskel erhöhte Erregbarkeit besitzen, zur Erklärung dieser Thatsache herangezogen werden kann. Da bei vertrocknendem Schenkel nicht nur die direct gereizte Stelle, sondern die ganze Muskulatur in Contraction verfällt. Er glaubt, dass beim Kühne'schen Pressversuche der Wasserverlust eine entscheidende Rolle spielt. Kühne†) jedoch hebt hervor, dass im Gegensatze zum vertrocknenden Muskel gepresste Präparate in Bezug auf secundäre Erregung des anliegenden (nicht gepressten) Nerven ausserordentlich wirksam sind.

Gaskell††) hat an Schildkrötenherzen den Vorhof von den übrigen Herztheilen mit Erhaltung des »Coronarnerven« abgetrennt, von der unversehrten Oberfläche des rechten Vorhofes und einem Querschnitte abgeleitet, es entstand ein sehr starker Srom, welcher langsam abnahm. Infolge der Abtrennung stand der Vorhof eine Zeit lang stille; während dieses Stillstandes rief die Vagusreizung jedes Mal eine positive Schwankung hervor; Atropin beseitigt die Wirkung, Curare nicht. Er glaubt den Schluss ziehen zu können, dass »anabolische« Veränderungen die Substanz des Vorhofes positiv machen, »katabolische«

*) Czermak, Sitzb. d. Wiener Acad. 1857.

**) W. Kühne, Secundäre Erregung vom Muskel zum Muskel. Zeitschrift für Biol. XXIV. S. 383.

***) W. Biedermann, Ueber secundäre Erregung von Muskel zu Muskel. Wiener Acad. III. Abtheil. XCVII. S. 145.

†) W. Kühne, Ueber secundäre Muskelerregung. Zeitschrift für Biolog. N. F. VIII. S. 203.

††) W. H. Gaskell, The electrical changes in the quiescent cardiac muscle which accompany stimulation of the vagus nerve. Journ. of physiol. VII. p. 451.

Derselbe, Ueber die electrischen Veränderungen, welche in dem ruhenden Herzmuskel die Reizung des Nervusvagus begleiten. Beitrag zur Physiol. zu C. Ludwig's siebzigsten Geburtstag. S. 114.

(entsprechend Hering's »dissimilatorisch«, siehe Kapitel »Gesichtssinn«), jedoch negativ.

Wie vorsichtig man bei Beurtheilung gewonnener Resultate im Gebiete der Electro-Physiologie sein muss, zeigen die Beobachtungen von Hamburger*). Er beobachtete mit dem Capillar-Electrometer, dass man vom Herzmuskel ausser den durch die Eigenthätigkeit des Herzens ausgelösten electromotorischen Schwankungen noch andere mit der Rhythmik der Athmung synchrone electromotorische Schwankungen nachweisen kann, wenn man gleichzeitig mit unpolarisirbaren Electroden vom Herzen und von der Lunge ableitet. Er bewies, dass dieselben der mechanischen Reibung der Lunge gegen das Herz ihre Entstehung verdanken.

Galvanisches Verhalten der Drüsen.

Du Bois-Reymond**) fand zuerst im Jahre 1857, dass die Froschhaut der Sitz einer von aussen nach innen gerichteten electromotorischen Kraft ist. Man hat später vermuthet (Hermann), dass die Drüsenschichte in der Haut der Sitz dieser Kraft sei; Hermann selbst hat später jedoch die Ursache dieser Ströme in einem anderen Gebilde gefunden, wie wir später sehen werden. Die nähere Untersuchung dieser Erscheinung jedoch führte zur Entdeckung der Drüsenströme. Roeber***) fand zuerst unter Rosenthal's Leitung, dass durch Nervenreizung der Hautstrom am Unterschenkel des Frosches beeinflusst werden kann, und Hermann †) fand an der Rückenhaut des Frosches zwischen den Seitenwülsten, dass bei Nervenreizen ausnahmslos an dieser Stelle ein von aussen nach innen gerichteter (»einsteigender«), dem früher erwähnten sogenannten Ruhestrom gleich gerichteter »Secretionsstrom« auftritt. An anderer Stelle, wo andere Drüsen vorkommen, kann auch ein entgegen gerichteter Strom bei Nervenreizung beobachtet werden. Den Grund dieser Erscheinung vermuthet Hermann in der Verschiedenheit der Drüsen, die sich auch in der verschiedenen Reaction ihrer Secrete (alkalisch und sauer) äussert. Hermann und Luxinger ††) beobachteten an curarisirten Katzen, denen beide Hüftnerven durchschnitten und deren beide Hinterpfoten mit unpolarisirbaren Electroden zur Boussole abgeleitet worden waren, dass beim Tetanisiren eines Hüftnerven mit absoluter Regelmässigkeit ein in dem gereizten Beine von aussen nach innen gerichteter Strom auftritt, welcher noch empfindlicher ist als die direct beobachtete Secretion, welche auf diese Nervenreize an den Ballen eintritt. Die electromotorische Kraft erreicht die Höhe von 0,04 Dan., bei atropini-

*) H. J. Hamburger, Electromotorische Kraft, hervorgerufen durch die Athmung. Centralbl. f. Physiol. IV. S. 129.

**) E. du Bois-Reymond II. 2. S. 7. 1860; und in Molechott's Untersuchungen. 1857.

***) Arch. f. Anat. und Physiol. 1869. S. 633.

†) Pflüger's Arch. XVII. S. 291.

††) Pflüger's Arch XVII. S. 310.

sirten Thieren fehlt jede galvanische Veränderung. Genau dieselbe Beobachtung machte Luxinger*) an der Rüsselscheibe des Schweines, dem Flotzmaule von Ziegen und Rindern, an der Schnauze von Hunden und Katzen, bei welchen jedes Mal auf Reizung des Sympaticus einer Seite ein kräftiger einsteigender Strom auf der gereizten Seite auftritt. Durch Atropin wurde die Wirkung unterdrückt. Auch an der Zungenschleimhaut des Frosches sind solche Secretionsströme von Luxinger und Hermann beobachtet. Zu erwähnen sind noch die Beobachtungen von Bayliss und Bradford**). Sie fanden bei der Untersuchung der electromotorischen Kräfte der Speicheldrüsen bei Hunden und Katzen während der Nervenreizung, dass durch die Cordareizung beim Hunde die Aussenfläche der Submacillaris negativ gegen den Hilus der Druse wird und dann positiv, ebenso bei der Katze. Die Reizung des Sympaticus ruft beim Hund nur die erste Phase, bei der Katze aber beide hervor. Das Atropin beseitigt sehr leicht in geringen Dosen die erste Phase, die zweite erst in grossen Dosen; bei Reizung des Plexus tympanicus wird bei der Parotis des Hundes nur die erste Phase, bei Reizung des Sympaticus nur die zweite Phase beobachtet. Auch hier wird die erste durch Atropin viel leichter beseitigt als die zweite. Sie schreiben die erste Phase der Erregung der secretorischen Fasern, die zweite der der trophischen zu.

Galvanisches Verhalten der übrigen Körpertheile und des ganzen lebenden Thierkörpers.

Hermann***) zeigte, dass die Hautströme des Frosches nicht von den Hautdrüsen herruhren, sondern vom Epithel. Es geht eine dem Absterbeprocess vollkommen vergleichbare Alteration des Protoplasmas von aussen nach innen, daher ist dieser alterirte Theil negativ gegen den Rest und es erscheint daher ein einsteigender Strom, der von Hermann auch an den Fischen beobachtet wurde. Offenbar sind hierher auch die von Rosenthal am Magen und Darm, von Engelmann an der Rachenschleimhaut beobachteten Ströme zu rechnen.

*) Siehe Hermann's Handbuch der Physiol. V. I. S. 444 ff.

**) 1. W. M. Bayliss and J. R. Bradford, On the electrical phenomena accompanying secretion. Proceed. physiol. soc. 1885. Journ. of physiol. VI.

2. Dieselben, On the electrical phenomena accompanying secretion of the skin of the frog. Journ. of physiol. VII. p. 217.

3. J. R. Bradford, Electrical phenomena accompanying secretion in the submaxillary gland of the dog and cat. Proceed. Roy. Soc. XI. p. 203.

4. W. M. Bayliss and J. R. Bradford, The electrical phenomena accompanying the process of secretion in the salivary glands of the dog and cat. Internat. Monatsschrift f. Anat. und Physiol. IV. und J. R. Bradford Journ. of physiol. VIII. p. 86.

***) L. Hermann, Neue Untersuchungen über Hautströme. Arch. f. d. ges. Physiol. XXVII. S. 280.

Bach und Oehler*) haben die Einwirkung verschiedener Substanzen auf diese Hautströme (Sublimat, Wärme, Atropin) ebenso wie auf den Secretionsstrom untersucht. Bayliss und Bradford (l. c.) bestätigen den von Hermann beobachteten Hautstrom des Aales, ferner die Beobachtung von Bach und Oehler und stimmen den Anschauungen Hermann's bei der Erklärung der beobachteten Thatsache zu. Wir haben schon in der Einleitung bemerkt, dass von allen lebendigen thierischen Theilen des Körpers, nach ihrer Herausnahme aus demselben electromotorische Erscheinungen beobachtet werden, also auch an den Knochen, an den Knorpeln, am elastischen Gewebe, am Bindegewebe. Man hat auch Ströme am ganzen, intacten, lebenden Körper beobachtet, so am Froschkörper. Die ausführlichsten und eingehendsten Untersuchungen sind jedoch am lebenden Menschen angestellt worden. Zuerst von du Bois-Reymond und dann von Hermann. Du Bois-Reymond beobachtete, dass man willkürlich durch die Ströme seines Körpers das Galvanometer in Schwingung versetzen kann. Taucht man zum Beispiel beide Hände in je ein Ableitungsgefäss und versetzt die Muskel der einen Hand in Contraction, so wird die Nadel eines empfindlichen Galvanometers in der Regel zur Ablenkung gebracht. Um sicher eine Wirkung hervorzurufen, kann man mehrere Personen sich die Hände reichen lassen, die beiden letzten mit den Ableitungsgefässen in Verbindung bringen und auf Commando die Musculatur bald des rechten, bald des linken Armes in Contraction versetzen lassen, synchron mit den beobachteten Schwingungen des Galvanometers, wodurch ganz bedeutende Ausschläge des Instrumentes erzielt werden können. Ursprünglich vermuthete du Bois-Reymond, dass es die Muskeln sind, welche diese Erscheinung hervorrufen. Wir haben gesehen, dass der normale Muskel des Körpers nach aussen gar nicht auf das Galvanometer wirken kann. Es hat Hermann die zuerst von Becquerel ausgesprochene Vermuthung, dass die Secretion der Hautdrüsen, welche mit den Muskeln gleichzeitig in Miterregung versetzt werden, die Ursache seien, durch Experimente bewiesen. Besonders der von Hermann und Luxinger an Katzen ausgeführte und vorher besprochene Versuch beweist die Richtigkeit dieser Vermuthung.

Theorien der galvanischen Erscheinungen an Muskeln und Nerven.

Von du Bois-Reymond ist zur Erklärung der von ihm beobachteten electrischen Erscheinungen zuerst die sogenannte Moleculartheorie aufgestellt worden. Er nimmt an, dass sowohl Muskeln als Nerven aus electromotorischen Molekeln (also kleinsten, wirksamen Theilchen) aufgebaut seien. Diese Molekeln muss man sich in indiffe-

*) W. Bach und R. Oehler, Beiträge zur Lehre von den Hautströmen. Arch. f. d. ges. Physiol. XXII. S. 30.

renter Flüssigkeit angeordnet denken und sie sind entweder, wie sie Fig. 246 darstellt, sogenannte peripolare Molekeln, bei welchen sich die Aequatorzone positiv gegen die beiden Polarzonen verhält oder es treten an Stelle eines jeden peripolaren Molekels zwei sogenannte dipolare Molekeln, bei welchen die eine Hälfte positiv, die andere negativ ist, in peripolarer Anordnung, d. h. sie wenden die gleichnamigen Hälften einander zu, wie es Fig. 247 zeigt. Es geht klar aus der Zeichnung der Figur hervor, dass, wenn man vom Längsschnitt und Querschnitt eines solchen Schemas ableitet, ein Strom vom Längsschnitt durchs Galvanometer

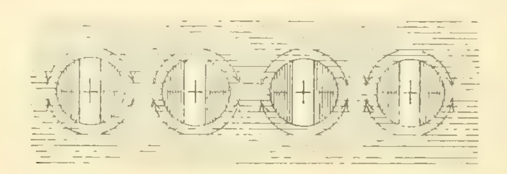


Fig. 246.

zum Querschnitt geht. Bei unversehrten Muskeln finden sich jedoch am natürlichen Ende der Faser Molekeln, die nach aussen ihre positive Hälfte kehren. Es kann daher vom Längsschnitt zum Querschnitt kein Strom gehen, da überall positive Spannung herrscht. Die parelectronomische Schichte besteht aus solchen Molekeln, die ihre positive Hälfte nach aussen kehren. Der polarisirende Strom des electrotonisirten Nerven übt eine richtende Kraft auf die electromotorischen Molekeln aus in dem Sinne, dass dieselben die gleichnamigen Polhälften nach derselben Seite richten, wie es in Fig. 248 versinnbildlicht ist. Es ist

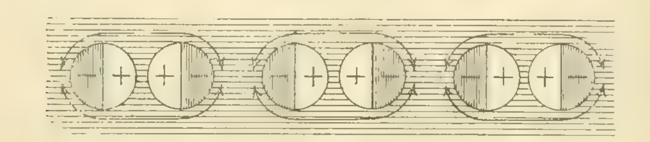


Fig. 247.

klar, dass sich die Strömchen der einzelnen Molekeln verstärken, und auf diese Weise ein Stromzuwachs erzeugt wird in der Richtung des polarisirenden Stromes. Hermann*) wendet gegen diese Theorie ein, dass durch diese säulenartige Anordnung der hypotetischen Molekeln ein ausserordentlich grosser Stromzuwachs hervorgerufen werden müsste, wie er am lebenden Nerven nicht beobachtet wird. Er fand den Längswiderstand am lebenden und todten Nerven gleich. Die Negativschwankung der Erregungswelle erklärt du Bois-Reymond durch Abnahme der electromotorischen Kräfte der erregten Molekeln, so dass

*) L. Hermann, Handbuch der Physiol. II, 1. S. 172 f.

diese gleichsam nur mehr als Leiter der nebenliegenden, ruhenden auftreten und daher von dem anliegenden Querschnitt derselben die negative Electricität aufnehmen und daher negativ erscheinen.

Hermann*) geht von der Thatsache aus, dass der unverletzte Muskel stromlos ist und nimmt an, dass es der Schnitt ist, welcher Theile der Muskel verletzt und zum Absterben bringt, der den Ruhestrom erst hervorruft. Er legt seiner Theorie folgende Voraussetzung zu Grunde: »Die contractile Substanz ist also mit der merkwürdigen Eigenschaft begabt, sowohl die vernichtenden als die erregenden Einflüsse mit einer electromotorischen Reaction zu beantworten, dergestalt, dass der ergriffene Antheil sich negativ verhalte gegen den unveränderten.« Diese Theorie bezeichnet er als »Alterationstheorie«.

Die durch den Schnitt absterbenden Antheile der Muskel- oder Nervenfaser verhalten sich also negativ gegen den Rest. Die Grenze bildet also eine Demarkationsfläche und deshalb bezeichnet Hermann den Ruhestrom als Demarkationsstrom.

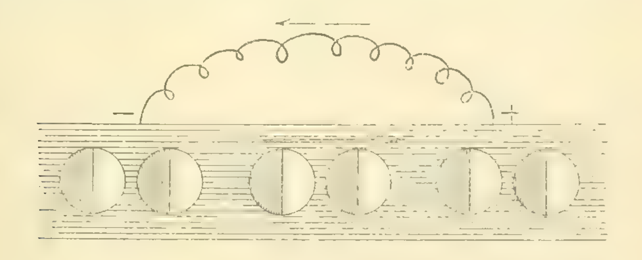


Fig. 248.

Die Negativität der Erregungswelle rührt davon her, dass die erregte Substanz gegen die nicht erregte sich electromotorisch wirksam in der Weise verhält, dass sie negativ, der übrige Rest positiv wird. Grünhagen erklärt den Ruhestrom aus einem electromotorischen Gegensatz zwischen dem Inhalt und den Hüllen der Nerven und Muskelfasern. Er nimmt also, wie du Bois-Reymond, einen auch in den ruhenden Gebilden schon praexistirenden electromotorischen Gegensatz an. Seine Theorie zählt also wie die du Bois-Reymond's zu den Präexistenztheorien. Nach seiner Theorie kommt die Negativschwankung ebenfalls durch Abnahme des electromotorischen Gegensatzes zu Stande. Den Electrotonus erklärt Hermann nach einer von Matteucci**) im Jahre 1863 gemachten Beobachtung, welcher sah, dass ein Bündel von mit feuchten Hüllen umgebenen metallischen Drähten beim Durchleiten eines constanten Stromes durch einen Abschnitt desselben in seiner ganzen Länge nach einen dem durchgeleiteten Strom gleichsinnigen zeigt,

*) Dessen Handbuch. II, 1. S. 169 ff.

**) Siehe Hermann's Handbuch d. Physiol. II, 1. S. 174.

welcher offenbar durch die polarisirende (electrolytische) Wirkung des primären Stromes hervorgerufen wird. Fig. 249 zeigt Hermann's Schema. Bei demselben sind die Glastheile mit concentrirter Zinkvitriollösung gefüllt und durch das Längsrohr ist in der Achse ein feiner Platindraht gespannt. Wird an dem einen Ende des Glasrohres durch die zwei seitlichen Röhrchen ein Strom zugeleitet, so kann auch von den beiden entfernten Glasröhrchen an dem anderen Ende ein gleichsinniger Strom abgeleitet werden. An der Oberfläche des Platindrahtes werden durch die Wirkung des ersten Stromes electrolytische Producte abgeschieden, die einen sogenannten Uebergangswiderstand (electromotorische Gegenkraft) hervorrufen und dadurch Anlass zur Ausbreitung von Stromschleifen entlang dem Drahte geben. An diesem Schema kann man alle Erscheinungen des Electrotonus, die wir kennen gelernt haben, demonstriren. Wir müssen jedoch auf die früher angeführte Beobachtung Biedermann's (siehe S. 623) aufmerksam machen, dass bei der Aethernarkose des Nerven die electrotonischen Erscheinungen an entfernter Stelle wegfallen und man daher von dem physiologischen



Fig. 249.

den physikalischen Electrotonus, welcher letztere allein der Hermann'schen Theorie entspricht, unterscheiden muss. Auch die von Tschirjew und Bernstein gefundene Fortpflanzungsgeschwindigkeit des Electrotonus weisen darauf hin, dass er von der Ordnung der Negativschwankung sei (siehe S. 625). Grünhagen führt den Electrotonus zurück auf den Leitungsunterschied zwischen Inhalt und Hülle der Muskel- und Nervenfaser*). D'Arsonval**) sucht die Negativ-

*) L. Hermann, Neue vermeintliche Argumente für die Molekulartheorie des Muskel- und Nervenstromes. Arch. f. d. ges. Physiol. XXVI. S. 483.

Derselbe, Ueber wellenartig ablaufende galvanische Vorgänge am Kernleiter. Nach Versuchen mit D. W. Samways. Arch. f. d. ges. Physiol. XXXV. S. 1.

**) A. d'Arsonval, Relation entre l'électricité animale et la tension superficielle. Comptes rendus. CVI. pag. 1740.

Derselbe, Recherches d'Electro-Physiologie I. Relations entre la Tension superficielle et certains phénomènes électriques d'origine animale. Arch. de Physiol. norm. et path. (5) I. pag. 460.

E. v. Fleischl, Untersuchungen über die Gesetze der Nervenerregung. Sitzb. d. Wiener Akad. 3. Abth. LXXVIII.

L. Hermann, Ueber E. v. Fleischl's zweite vermeintliche Widerlegung meiner Theorie des Electrotonus. Pflüger's Arch. XX. S. 388.

schwankung quergestreifter Muskel dadurch zu erklären, dass Lippmann'sche Ströme auftreten, durch die veränderte Oberflächenspannung, welche bei Contraction oder Erschlaffung des Muskels eintreten soll. Einen schematischen Versuch stellt er mit einem elastischen Schlauch an, der durch poröse Thonplatten in Abtheilungen gebracht ist, von welchen jede theils mit Quecksilber theils mit angesäuertem Wasser gefüllt ist. Er kann bei der Verkürzung und bei der Verlängerung entgegengesetzt gerichtete Ströme ableiten, welche durch die verschiedene Oberflächenspannung bedingt sind und sieht seine Ansicht besonders dadurch unterstützt, dass der Muskel bei Dehnung eine positive Schwankung giebt.

A. Grünhagen, Zur Physik des Electrotonus. Pflüger's Arch. XXXV. S. 527.

L. Hermann, Ueber die Ursachen des Electrotonus. Pflüger's Arch. XXXVIII. S. 153.

Derselbe, Neue vermeintliche Argumente für die Molekulartheorie des Muskel- und Nervenstroms. Pflüger's Arch. XXVI. S. 483.

Physiologie des Nervensystems.

Von

Dr. J. Latschenberger,
Professor in Wien.

Nur bei einzelligen thierischen Organismen finden wir, dass der einen Zelle alle Lebenserscheinungen der organischen Substanz eigenthümlich sind, dass sie auch alle auf einen durch äusseren Einfluss hervorgerufenen Reiz mit Bewegungen antworten. Sobald aber der thierische Organismus complicirter gebaut ist, aus Zellcolonien besteht, sind die Leistungen desselben auf verschiedene Zellabtheilungen, Organe vertheilt. Andere Organe vermitteln die Empfindung, besitzen also die Reizbarkeit, und andere Organe wieder besitzen das Vermögen der Bewegung, und es sind nun beide Systeme miteinander durch ein neues, durch das Nervensystem verbunden, welches ermöglicht, dass ein auf das Thier von aussen einwirkender Reiz durch eine Bewegung beantwortet wird; es überträgt dieses Nervensystem die Erregung vom empfindenden auf den bewegenden Theil. Das Nervensystem ist nur den Thieren eigenthümlich, die Pflanze besitzt keine analoge Einrichtung. Man hat deshalb jene Erscheinungen des thierischen Organismus, welchen die Thatigkeit des Nervensystems zu Grunde liegt, als animalische Processe bezeichnet. Die Leistungen des Nervensystems sind ausserordentlich complicirt und steigen in ungeheurer Zahl mit der Zunahme der nervösen Elemente bei den höher stehenden Thieren. Das Nervensystem bewirkt es, dass verschiedene Einwirkungen der Aussenwelt auch verschiedene Empfindungen hervorrufen können. So wird durch das Licht durch Vermittlung des Nervensystems die Lichtempfindung, durch den Schall die Schallempfindung hervorgerufen. Die riechbaren Substanzen rufen die Geruchsempfindung, die schmeckbaren Substanzen die Geschmacksempfindung, die mechanischen Einwirkungen die Tastempfindung, Temperaturveränderungen Temperaturempfindungen hervor. In allen diesen Fällen ist von der Aussenwelt das Nervensystem erregt worden und so gleichsam von aussen, von der Oberfläche des Organismus nach innen die Erregung durch die Nerven geleitet worden; es sind die sogenannten centripetalen Fasern erregt worden. Andrerseits aber können von bestimmten Centren des Nervensystems Erregungen zur Peripherie mit Hilfe von Nervenfasern geleitet werden;

so wird der Muskel vom Centrum aus in Contraction versetzt, ebenso die Drüse zur Secretion veranlasst und das electrische Organ der Zitterfische in Thätigkeit versetzt. Diese Art von Fasern, welche also die Erregung vom Centrum nach aussen ableiten, bezeichnen wir als centrifugale Fasern. Aber nicht blos die Verknüpfung der verschiedenen Ogane ist die Aufgabe des Nervensystems, es ist auch der Sitz der seelischen, sogenannten psychischen Vorgänge. Das Bewusstsein, der Wille, das Denken sind Eigenschaften, welche dem Nervensysteme angehören. Durch das Nervensystem werden, wie Volkmann mit Recht hervorhebt, die einzelnen Theile des thierischen Körpers zu einem innig verbundenen Ganzen verknüpft. Die Leistungen der einzelnen Theile greifen so harmonisch mit Hilfe des Nervensystems ineinander, dass die Organe allein, wenn sie vom Ganzen abgetrennt sind, nicht mehr existiren können. Der Nervenapparat ist, wie die histologische Untersuchung zeigt, nur aus zwei Elementargebilden zusammengesetzt. Derselbe besteht einerseits aus Nervenfasern und andrerseits aus Ganglienzellen, Nervenzellen. Man hat mit Recht von jeher einen Vergleich aufgestellt zwischen dem Nervensysteme und dem modernen electrischen Telegraphensysteme. Die Telegraphenstationen sind durch die Drahtleitungen untereinander verbunden; im Thierkörper sind die nervösen Centren, in welchen sich die Ganglienzellen befinden, durch die Nervenfasern miteinander verbunden. Es ist jedoch ein bedeutender Unterschied zwischen beiden Systemen. Den Draht des Telegraphen durcheilt der electrische Strom. Im Thierkörper jedoch durchläuft die specifische Nervenerregung die Nervenfaser; also nicht die in das Auge eingedrungenen Lichtwellen durchlaufen den Sehnerv bis zum Gehirn, nicht die bis zum Gehörorgan vorgedrungenen Schallwellen durcheilen den Hörnerv u. s. w., sondern eine durch die angeführten Bewegungsformen in diesen Apparaten hervorgerufene, besondere Erscheinung — die Nervenerregung — durchläuft den Sehnerv, den Hörnerv u. s. w. In alten Zeiten hat man allerdings gemeint, dass auch im Nerven des thierischen Körpers der electrische Strom läuft und die Wirkungen derselben hervorruft. Wir haben jedoch in dem Kapitel über die galvanischen Erscheinungen im Nerven nachgewiesen, dass dies ein Irrthum war, welcher mit den ersten Experimenten in diesem Gebiete widerlegt worden ist. Es ist noch als Unterschied hervorzuheben, dass der Nerv trotz seiner Bestimmung die Erregung blos zu leiten, sich die Eigenschaft der thierischen Zelle erregt werden zu können, bewahrt hat. Wir können ihn mit verschiedenen Mitteln, z. B. durch den electrischen Strom, nicht blos auf natürlichem Wege in Erregung versetzen. Er kann mechanisch, chemisch u. s. w. in Erregung versetzt werden; allerdings ist man bezüglich der nervösen Centren bis heute noch nicht zur Entscheidung der Frage gekommen, ob dieselben wie die Nervenfasern direct erregbar sind. Die Vorgänge im Telegraphenapparate und im Nervenapparate sind also nicht identisch. Die Analogie jedoch zwischen beiden ist eine

sehr weitgehende. Die Leitungsdrähte des Telegraphen sind an beiden Enden mit verschiedenen Apparaten verbunden. An dem einen befindet sich der Signalapparat, der Taster, welcher den erregenden Strom in den Draht einbrechen lässt, an dem anderen Ende befindet sich der Empfangsapparat, welcher durch den Strom in Thätigkeit versetzt, erregt wird. Die Nervenfasern besitzen ebenfalls an dem einen Ende die Erregungsapparate: die Sinnesorgane der centripetalen Fasern, und die Nervencentren der centrifugalen Fasern, an dem anderen Ende sind sie mit den Empfangsapparaten ausgerüstet: den Nervencentren der centripetalen Fasern, den Muskeln, Drüsen, electrischen Organen bei den centrifugalen Fasern. Die Leitungsdrahte des Telegraphen sind vollständig identisch. Die Verschiedenheit der Wirkung des electrischen Stromes liegt nicht in der Verschiedenheit der Leitungsdrähte, sondern in den mit denselben verbundenen Apparaten. Nur durch gewisse Apparate entzündet hier der electrische Strom Pulver, erzeugt er an einem anderen Apparat electrisches Licht, ruft er an einem anderen Electrolyse hervor. Es sind in allen Fällen nur verschiedene Apparate und nicht die Verschiedenheit der Zuleitungsdrähte, welche diese verschiedenen Erscheinungen hervorrufen. Ganz das Gleiche finden wir auch bei den Nervenfasern. Sie sind vollständig einander gleich. Man hat mit Hilfe aller uns zu Gebote stehenden Mittel an denselben keine Differenzen gefunden, weder in ihrem Baue oder ihren chemischen Eigenschaften, noch in den Erscheinungen, welche an denselben beobachtet werden können. Die Verschiedenheit der Wirkungen ihrer Erregung kann nur zurückgeführt werden auf die Verschiedenheit der Apparate, welche mit denselben in Verbindung stehen. Der mit dem Muskel in Verbindung stehende centrifugale, motorische Nerv ruft die Muskelcontraction hervor. Die Erregung des mit der Drüse in Verbindung stehenden centrifugalen Nerven ruft die Drüsensecretion hervor, weil der erste mit dem Muskel, der zweite mit der Drüse in Verbindung steht. Der Erregungsvorgang ist aber in beiden der gleiche und bietet dieselben Erscheinungen dar. Durch die Einwirkung des Lichtes auf den Opticus wird die Lichtempfindung erzeugt, weil die Opticusfasern mit den lichtempfindenden Centren in Verbindung stehen. Die Nerven sind nur als einfache Leiter zu betrachten, welche die Nervenerregung von den mit ihnen verbundenen Erregern auf ihre Empfänger übertragen. Der electrische Leitungsdraht leitet den Strom in beiden Richtungen gleich gut, ebenso leiten auch die Nerven die Erregungen nach beiden Richtungen in gleicher Weise. Man könnte sich z. B. den motorischen Nerven vollständig umgekehrt denken, also sein peripheres Ende mit dem nervösen Centrum und sein centrales Ende mit dem Muskel in Verbindung gesetzt, und die Leistungen würden keine Veränderungen erfahren, er würde nach wie vor die Erregung vom Centrum auf den Muskel übertragen. Genau dasselbe können wir auch bezüglich der sensiblen Nervenfasern uns vorstellen. Wir müssen also für sämmtliche Nervenfasern dieselben Eigenschaften

voraussetzen und sind daher genöthigt, um die verschiedenen Leistungen des Nervensystems erklaren zu können, bedeutende Unterschiede der Ganglienzellen, der Nervenzellen anzunehmen. Wir können bis jetzt diese Verschiedenheit nur theoretisch voraussetzen; es ist die Untersuchung der Eigenschaften der Ganglienzellen eine sehr schwierige, da sie nicht so leicht isolirbar sind wie die Nervenfasern u. s. w.; somit ist die Kenntniss der Eigenschaften derselben eine sehr dürftige. Die Forschung hat bis jetzt noch nicht die Unterschiede der einzelnen Zellen aufdecken können, sie hat jedoch in jüngster Zeit grossartige Erfolge aufzuweisen in der Kenntniss der Leistung der einzelnen Anhäufungen der nervösen Centren. Das Gebiet der Nervenphysiologie gliedert sich naturgemäss zunächst in zwei Abtheilungen, in die allgemeine und specielle Nervenphysiologie. Die allgemeine Nervenphysiologie umfasst die Erscheinungen, welche allen Nervenfasern oder Nervencentren gemeinsam sind, und die ihrerseits wieder in die physikalischen, chemischen und physiologischen zerfallen; das Gebiet der speciellen Nervenphysiologie bilden die den einzelnen nervösen Centren und Nerven eigenthümlichen Erscheinungen. Die Functionen der peripheren Endapparate werden in besonderen Kapiteln behandelt, so die Sinnesorgane in der Sinnesphysiologie, die Muskeln in der Bewegungslehre u. s. w.

Allgemeine Nervenphysiologie.

Physikalische Erscheinungen und Eigenschaften der nervösen Apparate.

In Bezug auf die histologischen Eigenschaften des Nervensystems muss auf den histologischen Theil dieses Werkes und in Bezug auf die galvanischen Erscheinungen auf das Kapitel Electro-Physiologie verwiesen werden. Man hat mit Hilfe von Thermoelementen versucht, ob es möglich ist, an den Nerven während ihrer Thätigkeit Wärmeproduction nachzuweisen. Helmholtz*) war der erste, der den Versuch unternahm, indem er die eine Löthstellenreihe einer Thermosäule an den Plexus ischiadicus eines Frosches innig anlegte und dessen Rückenmark tetanisirte. Wenn er alle Vorsichtsmassregeln angewendet, hat, um Stromschleifen und unipolare Wirkungen zu vermeiden, so konnte er keine Erwärmung der Nerven beobachten, obwohl er sie

*) Arch. für Anat. und Physiol. 1848. S. 158. Es ist nicht möglich alle hierher gehörigen Abhandlungen oder auch nur alle beobachteten Thatsachen anzuführen, da das Vielfache des für diesen Abschnitt zur Verfügung stehenden Raumes nicht hinreichen würde, um nur die Titel und Druckorte aller seit dem Erscheinen von Hermann's Handbuch veröffentlichten Abhandlungen und die Namen ihrer Verfasser anzuführen. Es muss in dieser Beziehung verwiesen werden auf: Jahresberichte über die Fortschritte der Thierchemie u. s. w. von R. Maly; Jahresberichte über die Fortschritte der Anatomie und Physiologie von Hermann (Fr. Hofmann) und G. Schwalbe; Centralblatt für Physiologie von S. Exner und J. Gad.

hätte beobachten müssen, wenn die Temperatur auch nur um $^1/_{1000}$° gestiegen wäre. Später jedoch hat Valentin*) am Froschnerven und Oehl**) am Warmblüternerven Temperatursteigerung während der Thätigkeit gefunden. Heidenhain***) konnte jedoch, obwohl ihm sehr empfindliche Apparate zur Verfügung standen, keine Wärmebildung während der Thätigkeit im Nerven finden. Schiff†) hat später bei Vermeidung aller Fehlerquellen neuerdings Temperaturerhöhung während der Thätigkeit bei Nerven gefunden. Er fand z. B., wenn er einen Nerven an einer Stelle unterbunden hatte und zu beiden Seiten der Unterbindungsstelle die Löthstellen seines Apparates anbrachte, während der Tetanisirung des einen Nervenendes eine höhere Temperatur der auf der tetanisirten Seite des Nerven liegenden Löthstelle (durch die Unterbindung wurde verhütet, dass die Erregung auch auf die andere Seite übertritt und daher tritt jenseits der unterbundenen Stelle keine vermehrte Wärmebildung ein). Schiff hat alle Fehlerquellen bei seinem Versuche vermieden. Man muss jedoch, da die Resultate der verschiedenen Beobachter trotz der Berücksichtigung aller Fehlerquellen entgegengesetzt sind und Täuschungen sehr leicht bei solchen Versuchen möglich sind, die Frage, ob die Nerven während ihrer Erregung Wärme erzeugen oder nicht, noch als unentschieden betrachten. Jedenfalls ist die erzeugte Wärmemenge nur eine ausserordentlich minimale. Auch über die Warmebildung in den centralen Organen während der Thätigkeit sind in derselben Weise Versuche angestellt worden und zwar am Gehirn; wir verweisen in dieser Hinsicht auf die in der speciellen Nervenphysiologie gelegentlich der Besprechung der Eigenschaften der Grosshirnrinde gemachten Angaben. Harless††) zeigte durch besondere Versuche, dass weder die Elasticität noch die Festigkeit der Nerven durch die Erregung verändert wird. Gross†††) hat zuerst den Brechungsindex des Achsencylinders (d. i. des ganzen Inhaltes der Markscheide) mit Hilfe von Exner's Microrefractometer bestimmt, und er fand als Brechungsindex $n = 1{,}367$. Wenn er den lebenden Ischiadicus des Frosches an einer Stelle sorgfältig auffaserte und diesen Theil unter das Mikroskop brachte und mit Anwendung des Refractors beobachtete, so konnte er bei Reizung des centralen Stumpfes durch einen du Bois-Reymond'schen Inductionsapparat keine Veränderung des Brechungsvermögens beobachten, obwohl der mit dem Nerven in Verbindung stehende Muskel in Tetanus versetzt wurde. Er stellte daher den Satz auf: »Der Brechungsindex der

---

*) Arch. f. path. Anatomie. XXVIII. S. 1, 1863; Molesch. Unters. IX. S. 225. 1865.

**) Gaz méd. d. Paris. 1866. pag. 225.

***) Heidenhain, Studien d. phys. Instit. zu Breslau. IV. S. 250. Leipzig 1868.

†) Arch. d. physiol. norm. et pathol. 1869. p. 157, 330. Arch. f. d. gesammte Physiol. IV. S. 230. 1871.

††) Harless, Abhandl. d. bayr. Acad. VIII. S. 549. 1858.

†††) Gross, Ueber den Brechungsindex des lebenden Axencylinders. Pflüger's Arch. f. d. ges. Physiol. XLVI. S. 56.

Nervenfasern ändert sich bei der electrischen Reizung bis in die Einheit der vierten Decimalstelle nicht.« Fontana*) zeigte, dass die Nerven sich während der Erregung nicht selbst bewegen, indem sich die von der welligen Lage der Fasern herrührenden optischen Erscheinungen der Bänderung bei Erregung einer entfernteren Nervenstelle nicht ändert. Engelmann**) sah, dass bei Anwendung von Inductionsströmen die Ränder der Nervenfasern, besonders der Markcontour, uneben und wellig werden. Da diese Erscheinung auch an todten Nervenfasern beobachtet wird, so ist sie keine Erscheinung der Erregung, sie wird durch die Erwärmung der Fasern durch den Strom bedingt. Endlich müssen wir noch erwähnen, dass von Fleischl***) an Ganglienzellen des Ganglion Gasseri des Frosches die Beobachtung machte, dass, wenn dasselbe in Borsäurelösung gebracht wird, protoplasmatische Bewegungen mil Kernaustritt auftreten.

Chemische Zusammensetzung und Eigenschaften des nervösen Apparates.

Die chemische Zusammensetzung der Bestandtheile des nervösen Apparates ist noch sehr wenig erforscht. Das häufigste Object der chemischen Untersuchung ist bis jetzt das Gehirn gewesen. Dasselbe ist im lebenden Zustande ausserordentlich weich, nach dem Tode wird es etwas consistenter. Die Ursache des Festerwerdens kann theils in der Gerinnung eines Eiweisskörpers, theils in der Ausscheidung eines festen Körpers, z. B. des Colesterins, durch Abkühlung gesucht werden. Der Wassergehalt ist beim Nervus ischiadicus des Menschen von Voit mit 68,98 pCt. gefunden worden. Birkner†) findet denselben zu 68,18 pCt. bis 72,46 pCt. beim Menschen, bei Kaninchen findet er 68,13 pCt. bis 69,23 pCt. Der Wassergehalt der grauen Gehirnsubstanz ist grösser als der der weissen, wie man schon durch zahlreiche ältere Bestimmungen erfahren hat. Bourgoin††) fand durch Bestimmung bei sieben Menschen, dass die graue Substanz 82,25 pCt. (Minimum) bis 84,74 pCt. (Maximum) Wasser, die weisse Substanz nur 72,85 pCt. (Minimum) bis 73,93 pCt. (Maximum) Wasser enthält. Es ist möglich, wie es zuerst Bourgoin gethan hat, mit Hilfe dieser Zahlen für den Wassergehalt der weissen und der grauen Substanz und aus dem Wassergehalt des gesammten Hirnes das Gewichtsverhältniss zwischen der weissen und der grauen Substanz zu bestimmen. Bourgoin fand, dass 1232 *g* Gehirn 710,5 *g* graue und 521,5 *g* weisse Substanz enthalten. Es ist also das Gewicht der grauen

---

*) Fontana, Abhandl. über das Viperngift etc. S. 394. Berlin, 1787; Hermann's Handbuch d. Physiol. II, 1. S. 144.

**) Arch. f. d. ges. Physiol. V. S. 31. 1871.

***) E. Fleischl, Sitzungsber. d. Wiener Acad. 2. Abth. LXI. S. 813. 1870.

†) G. Birkner, Das Wasser der Nerven. Augsburg, 1858.

††) Bourgoin, Recherches chimiques sur le cerveau. Paris 1866 und G. Desprez, Essai sur la composition chim. du cerveau. Paris, 1867.

Substanz bedeutend grösser als das der weissen Substanz. Danilewski*) benutzte das specifische Gewicht der grauen, der weissen Substanz und des gesammten Hirnes, um das Gewichtsverhältniss zwischen der grauen und weissen Substanz zu bestimmen. Er erhielt ein ganz anderes Resultat als Bourgoin. Er fand, dass beim Menschen weniger graue Substanz dem Gewichte nach im Gehirn enthalten wäre als weisse Substanz. Er giebt als Verhaltniss zwischen grauer und weisser Substanz beim Menschen an 39,0 : 61,0, 38,7 : 61,3, 38,2 : 61,8. Beim Hunde jedoch findet er die gleiche Menge grauer Substanz oder etwas mehr. Es verhält sich bei diesem Thiere die Menge der grauen Substanz zur weissen wie 50,0 : 50,0 oder nach einer zweiten Bestimmung wie 56,7 : 43,3. Forster**) benutzte dieselbe Methode wie Bourgoin. Er bestimmte die Trockensubstanz der weissen und der grauen Substanz und die des gesammten Hirnes; aus den gewonnenen Zahlen berechnete er die Mengen der weissen und der grauen Substanz. Er erhielt ganz ähnliche Resultate wie Bourgoin, beim Menschen 57,7 pCt. graue Substanz und 42,3 pCt. weisse Substanz. Das gleiche Resultat, durch welches das Ueberwiegen der grauen Substanz dem Gewichte nach uber die weisse Substanz festgestellt wird, erhielt de Regibus***). Er hat bei sieben menschlichen Gehirnen die Wasserbestimmung ausgeführt. Er fand die Wassermenge des ganzen Gehirnes zu 79,49 pCt., der grauen Substanz zu 86,00 pCt., der weissen zu 70,35 pCt. Daraus hat er das Mengenverhaltniss der grauen zur weissen Substanz berechnet und 58,4 pCt. graue und 41,6 pCt. weisse Substanz gefunden; er hat also wie Bourgoin und Forster ein Ueberwiegen der grauen Substanz über die weisse nachgewiesen. Bernhardt†) hat Wasserbestimmungen für verschiedene Theile des Gehirns, des Rückenmarkes und des Sympathicus ausgeführt. Zu erwähnen ist noch, das Ranke††) aus einer Reihe von ihm ausgeführten Bestimmungen den Schluss gezogen hat, dass durch die Thätigkeit der Wassergehalt des Nerven und vor allem des Rückenmarkes geringer wird. Er schloss es aus Versuchen, bei welchen er Strychnintetanus erzeugte. Die einzelnen Zahlen für den Wassergehalt des Rückenmarkes schwanken jedoch so sehr, dass der von ihm gezogene Schluss, dass in Folge des Strychnintetanus Wasserverlust des Rückenmarkes eingetreten ist, nicht zulässig ist.

---

*) B. Danilewski, Die quantitativen Bestimmungen der grauen und weissen Substanz im Gehirn. Med. Cbl. 1880. Nr. 14.

**) J. Forster, Ein Beitrag zur quantitativen Bestimmung der grauen und weissen Substanz im menschlichen Gehirn. Beiträge zur Biologie. Festgabe für Th. L. W. v. Bischoff. Stuttgart, Cotta 1882. S. 19.

***) C. de Regibus. Determinazione dell' acqua contenta nella sostanze grigia e bianca del cervello umano. Atti d. R. Acad. d. Med. d. Torino, Decembre 1884.

†) Arch. f. pathol. Anat. Bd. LXIV. S. 297, 1875.

††) Ranke, Die Lebensbedingungen des Nerven. S. 36. Leipzig, 1868.

Nachdem du Bois-Reymond gefunden hat, dass die Reaction des Muskels nach energischer Thätigkeit desselben eine saure wird, hat Funke*) die gleichen Erscheinungen beim Nerven beobachtet. Er fand, dass die Nervenstämme und vor allen der leichter zu untersuchende Rückenmarksquerschnitt des Frosches und des Kaninchens, wenn die Thiere curarisirt waren, neutral reagirten. Einige Zeit nach dem Tode trat saure Reaction auf, durch eintretende Fäulniss wird dieselbe wieder alkalisch; durch Wärme von 45—50° oder Siedehitze wird der Nerv sofort sauer gemacht, desgleichen durch Anstrengung, besonders durch Strychninkrämpfe, wird die Reaction im Leben schon sauer. Er hat mittelst empfindlichen Lakmuspapieres die Reactionsprüfung vorgenommen. Heynsius**) und Ranke***) haben die Beobachtungen Funke's bestatigt. Liebreich†) leugnete das Sauerwerden der Nerven durch Anstrengung, ebenso leugnet Heidenhain die Säuerung durch Thatigkeit und Absterben. Es ist jedoch zu bemerken, dass Liebreich sowie Heidenhain andere Methoden der Reactionsprufung angewendet haben. Liebreich benutzte mit Lakmustinctur durchtränkte Thontäfelchen, Heidenhain zerquetschte die Nerven in Lakmustinctur. In diesen beiden Methoden kommt viel mehr Lakmustinctur in Anwendung als bei Benutzung von Lakmuspapier, und es ist daher das Lakmuspapier als das empfindlichere Reagenz zu betrachten (Hermann). Gscheidlen††) giebt an, dass die weisse Substanz im frischen Zustande neutral reagirt, die graue jedoch sauer, und behauptet, dass diese Reaction durch Absterben spontan nicht geändert würde, dagegen wird durch Erwärmen auf 45—50° die Reaction der weissen Substanz sauer und die der grauen wird stärker sauer. Ferner giebt Bleuler und Lehmann†††) an, dass die saure Reaction der grauen Substanz im Leben nicht regelmässig zu finden ist. Edinger*†) hat die ganz gleiche Methode wie Lieberkühn angewendet und hat auch die gleichen Resultate erhalten. Er benutzte zum Nachweis der sauren Reaction der Gewebe Alizarinnatrium. Die Lösung des Alizarinnatriums ist purpurroth bei neutraler Reaction, durch Zusatz von Säurespuren oder von stark sauer reagirenden Salzen wird das Alizarinnatrium als goldgelber, gallertiger Niederschlag ausgefällt, welcher an seinem Fällungsorte liegen bleibt und daher leicht auf-

*) Bericht der sächs. Acad. 1859. S. 161 und Arch. f. Anat. und Physiol. 1859. S. 835.

**) Nach Meissner's Jahresber. 1859. S. 403.

***) Ranke, Die Lebensbedingungen der Nerven. S. 1 Leipzig 1868 und Centralbl. f. d. med. Wiss. 1868. S. 769, 1869 S. 97.

†) Tagebl. d. Naturf. Vers. zu Frankfurt 1867. S. 73.

††) Arch. f. d. ges. Physiol. VIII. S. 171, 1874.

†††) Hermann's Handbuch der Physiol. II. 1. S. 138.

*†) L. Edinger, Ueber die Reaction der lebenden Magenschleimhaut. Pflüger's Arch. XXIX. S. 247.

gefunden werden kann. Er hat die neutrale Lösung des Alizarinnatriums zu 25—100 *ccm* in die Jugularvene langsam infundirt; wenn die Thiere nicht sofort starben, wurden sie getödtet. Die graue Substanz des Gehirnes und Rückenmarkes sowie der Retina waren, wie schon Lieberkühn gesehen hatte, gelb gefärbt; sie reagiren schon im Leben sauer. Moleschott und Battistini*) haben eine andere Methode zum Nachweis der sauren Reaction angewendet. Sie benutzten sehr verdünnte Lösungen von KOH und Phenolphtaleïn. Sie fanden bei Kaninchen und Fröschen Gehirn und Rückenmark stets sauer, ebenso den Nervus ischiadicus Die graue Substanz war stärker sauer als die weisse, sowohl während der Ruhe als während der Erregung. Bei Reizung nimmt die saure Reaction beider zu, die der grauen stärker; bei den peripheren Nerven jedoch sinkt die saure Reaction durch Erregung. Nach Langendorff**) reagirt das Centralnervensystem des Frosches alkalisch. Beim Ersticken oder Entfernen des Gehirnes und Rückenmarkes tritt schnell saure Reaction ein. Auch bei Kaninchen und Meerschweinchen ist die Reaction der lebenden Grosshirnrinde stets eine alkalische, der abgestorbenen eine saure. Durch Hemmung des Blutstromes wird die Reaction der Rinde eine saure, bei Wiederzulassung desselben tritt wiederum alkalische Reaction ein; bei neugeborenen Thieren ist die Reaction eine sehr stark alkalische und sie kann weder durch Erstickung noch durch anderweitige Tödtung sauer gemacht werden. Die Säurebildung bei der Thätigkeit ist analog jener bei der Muskelthätigkeit; durch das alkalische Blut werden die Gebilde fortwährend neutralisirt. Bei Aufhaltung des Blutstromes häufen sich die Säurezersetzungsproducte an. Es sind also von den verschiedenen Beobachtern verhältnissmässig sehr differirende Resultate erhalten worden; es ist allerdings sehr wünschenswerth, dass neuerdings mit Anwendung aller von den Untersuchern benutzten Methoden der Gegenstand experimentell geprüft werde. Nach den vorliegenden Beobachtungen muss man schliessen, dass durch Langendorff's Beobachtungen der Grund der verschiedenen Widersprüche klar gelegt ist. Da sehr rasch nach Unterbrechung des Blutstromes Säuerung eintritt und während des Lebens alkalische Reaction herrscht, so kann das Resultat je nach der Untersuchungszeit ein verschiedenes sein. Aus dem Gehirn ist zuerst

*) J. Moleschott e A. Battistini. Sulla reazione acida dei muscoli striati et diverse parti del sistema nervoso in istato di riposo e dopo il lavoro. Atti d'accad. d. s. d. Torino. XX. 8885 und in Moleschott's Untersuchungen zur Naturlehre. XIII. S. 275. Ferner: Ueber die chemische Reaction der gestreiften Muskeln und verschiedenen Theile des Nervensystems im Zustande der Ruhe und nach der Arbeit. Arch. Italiennes VIII p. 90 und chem Cbl. 1887 S. 1224.

**) O. Langendorff, Die chem. Reaction der grauen Substanz. Neurolog. Cbl. 1885, Nr. 24.

von v. Bibra*) und dann von Müller**) Milchsäure dargestellt worden. Gscheidlen (l. c.) erhielt diese aus der weissen Substanz nur in Spuren, in reichlicher Menge aus der grauen Substanz, und er bestätigt die Angabe Müller's, dass diese Milchsäure Gährungsmilchsäure ist. Die freie Säure, welche in der grauen Substanz und in den Nervenfasern die saure Reaction bedingt, ist also wahrscheinlich Gährungsmilchsäure.

Ranke (l. c.) schliesst aus der Sauerstoffaufnahme und Kohlensäureausgabe ausgeschnittener Taubengehirne auf die Respiration des Gehirnes. Dass eine solche stattfinden muss, ist selbstverständlich, jedoch durch solche Versuche nicht nachgewiesen.

Gegenüber fremden Substanzen zeigt das Gehirn ein eigenthümliches Verhalten. Nach Schulz***) besitzt das Gehirn einen stark oxydirenden Einfluss auf arsenige Säure und geringere reducirende Kraft gegenüber Arsensäure als Pancreas und die Magenschleimhaut. Die Sauerstoffbewegung also zwischen dem Protoplasma und dem Arsen ist in diesem Organe eine doppelseitige. Chittenden und Smith†) fanden, dass schwer lösliche Arsenikverbindungen sich nach Arsenvergiftungen so gut wie gar nicht im Gehirn vorfinden; bei den leichter löslichen Arsenverbindungen ist das Verhältniss jedoch ein ganz anderes. Ueber die Vertheilung des Bleies im Gehirne nach Bleivergiftung hat Wynter-Blyth††) Untersuchungen ausgeführt.

Ueber die Eiweisskörper des Gehirnes ist nur wenig bekannt. Petrowski†††) giebt an, dass in der grauen Substanz ein Eiweisskörper enthalten ist, der in der weissen fehlt, welcher im Wasser löslich ist und bei 75° gerinnt. Ferner findet er im Gehirn einen zweiten Eiweisskörper, welcher eine Globulinsubstanz ist, also in Kochsalzlösung von mittlerer Concentration löslich ist; aus dieser Lösung wird er, wie das Myosin, durch Eintragen von festem ClNa oder durch Verdünnen mit Wasser gefällt. Ausser dem Eiweiss findet sich natürlich auch Bindesubstanz im Gehirn. Liebreich*†) hat im Jahre 1864 unter Verhütung aller eingreifenden Processe aus dem Gehirne einen Körper dargestellt, welchen er als Protagon bezeichnete.

Derselbe ist phosphor- und stickstoffhaltig und crystallinisch. Diaconow**†) und Hoppe-Seyler erklären diesen Körper als ein Gemenge von Lecithin und

*) v. Bibra, Vergleich. Untersuchungen über das Gehirn des Menschen und der Wirbelthiere. Mannheim, 1854.

**) W. Müller, Ann. Chem. Pharm. Bd. CIII. S. 152, 1857.

***) Hugo Schulz, Vierte Abhandlung zur Theorie der Arsenwirkungen. Arch. f. exp. Path. und Pharm. XV. S. 323 u. Ber. d. d. chem. Ges. XV. S. 1388 u. J. Dogiel, Bemerkung zu der Notiz von C. Brinz u. H. Schulz, »Zur chem. Theorie der Arsenwirkungen.« Ber. d. d. chem. Ges. XV. S. 572.

†) R. H. Chittenden and Herbert E. Smith, Absorption of arsenic by the brain. Transactions Connecticut. Academy VII.

††) A. Wynter-Blyth. Chem. News LV. p. 222; Chem. Centralbl. 1887. S. 725.

†††) Arch. f. d. ges. Physiol. VII. S. 367.

*†) Ann. d. Chemie u. Pharm. CXXXIV. S. 29.

**†) Med. Cbl. 1869. S. 97.

Cerebrin, da nach dem Kochen mit Barytwasser das Protagon cerebrinähnliche Substanzen und die Zersetzungsproducte des Lecithins liefert und vor Allem der Phosphorgehalt des Protagons beim Umcrystallisiren aus warmen Alkohol abnimmt. In neuerer Zeit jedoch haben Gamgee und Blankenhorn*) die Resultate der Untersuchungen Liebreich's wieder vollständig bestätigt. Sie fanden, dass der Phosphorgehalt des Protagons ein constanter sei und sich während vier- bis fünfmaligem Umcrystallisiren nicht ändert, woraus folgt, dass das Protagon nicht als ein Gemenge von Cerebrin und Lecithin zu betrachten sei, von welchen beiden Korpern nur das Lecithin phosphorhaltig ist. Um dasselbe darzustellen, wird ein frisches, von Blut und Häuten befreites Gehirn zerkleinert und 12—16 Stunden hindurch mit 85 pCt. Alkohol bei 45° digerirt. Der Alkohol wird heiss abfiltrirt und das Gehirn mit einer neuen Portion Alkohol bei 45° in derselben Weise behandelt. Diese Procedur wird so lange fortgesetzt als sich beim Abkühlen auf 0° ein Niederschlag abscheidet. Der auf einem Filter gesammelte Niederschlag wird mit kaltem Aether vom Cholestearin befreit u. s. w., hierauf zwischen Papier gepresst, zuerst an der Luft und hierauf über Schwefelsäure getrocknet; nachdem das Pulver mit etwas Wasser befeuchtet worden ist, wird es neuerdings in Alkohol suspendirt und auf 45° erwärmt. Die Losung wird filtrirt, sie scheidet bei sehr langsamem Erkalten Protagon in mikroskopischen Nadeln ab; bei rascher Abkühlung scheidet sich das Protagon amorph aus. Nach Gamgee und Blankenhorn enthält das Protagon 66,39 pCt. C., 10,69 pCt. H, 2,39 pCt. N, 1,068 pCt. P, woraus sich die Formel $C_{160}H_{308}N_5PO_{35}$ ergiebt. Das Protagon quillt im Wasser sehr stark auf, ist in sehr viel Wasser löslich; wird diese Losung mit concentrirter Kochsalzlösung oder mit Chlorcalciumlösung gekocht, so scheidet sich das Protagon als flockige Masse ab. In kaltem Alkohol und Aether ist es schwer löslich, bei höherer Temperatur aber leichter. Das Protagon zersetzt sich beim Erhitzen in wasserfreiem Zustande schon unter 100°, bei 150° bräunt es sich, bei 200° schmilzt es zu einem tiefbraunen Syrup; durch Aufkochen in Wasser wird es jedoch nicht verändert. Beim Kochen mit Barytwasser entsteht nach Diaconow Cerebrin, ferner Neurin, Fettsäuren und Glycerinphosphorsäure. Das Protagon findet sich nach Baumstark wahrscheinlich ausschliesslich nur in der weissen Substanz des Gehirnes. Es ist ferner von Hermann in den rothen Blutkörperchen nachgewiesen worden.

Aus dem Gehirn wurde das Cerebrin, welches bei der Zersetzung des Protagons mit Barytwasser gewonnen wird, von W. Müller**) zuerst phosphorfrei dargestellt und untersucht. Es ist weiter untersucht worden von Bourgoin***), Otto und Köhler†) und Geoghegan.††) Parcus†††) fand, dass das nach der Vorschrift von Müller dargestellte Präparat drei einander sehr ähnliche Körper: das Cerebrin, das Homocerebrin und das Enkephalin enthalte. Dieselben sind gut characterisirt.

Nach der Müller'schen, von Parcus angewendeten Methode wird das Cerebrin dargestellt, indem das mit Wasser gewaschene und durch ein Tuch gepresste Gehirn

*) Ztschr. f. physiol. Chemie. III. S. 260.

**) Ann. f. Chem. u. Pharm. CV. S. 365.

***) Bull. d. l. soc. chim. d. Paris. XXI. p. 482.

†) Arch. f. pathol. Anat. XLI. S. 265.

††) Ztschr. f. physiol. Chemie. III. S. 332.

†††) E. Parcus, Ueber einige neue Gehirnstoffe. Inaug.-Dissert. Leipzig 1881 u. Journ. f. pract. Chemie. XXIV. S. 310.

mit concentrirtem Barytwasser angerührt und unter Umschütteln bis zum einmaligen Aufkochen erhitzt wird. Ist die über der Masse stehende Flüssigkeit nicht klar, so muss mehr Baryt zugesetzt und neuerdings aufgekocht werden. Nach der Filtration wird mit heissem Wasser ausgewaschen, der Rückstand getrocknet und dann mit kochendem Alkohol extrahirt. Die Extraction wird mehrmals wiederholt; die heissfiltrirten Auszüge scheiden beim Erkalten das Cerebrin aus, dasselbe wird durch Aether vom Cholestearin befreit, durch Auflösen in Alkohol bei 60° wird es von den Barytsalzen getrennt, die Spuren der letzteren werden durch Waschen des Cerebrins mit kohlensäurehältigem Wasser und Umcystallisiren entfernt. Parcus fand, dass beim Umcrystallisiren des so erhaltenen Cerebrins aus Alkohol bei vorsichtigem Verdunsten der Mutterlauge sich am Rande feine Plattchen oder gallertige Fetzen ausscheiden, welche kein Cerebrin sind. Um das Cerebrin völlig rein zu erhalten muss es 20 bis 30 mal aus Alkohol umcrystallisirt werden! Bei der Analyse des Cerebrins fand Parcus*): 69,08 pCt. C, 11,47 pCt H, 2,13 pCt. N, woraus er folgende drei Formeln ableitet: $C_{70}H_{140}N_2O_{13}$, $C_{76}H_{154}N_2O_{14}$ und $C_{80}H_{160}N_2O_{15}$. Das reine Cerebrin ist ein schneeweisses Pulver. Es quillt im heissen Wasser auf, beim Erkalten setzt es sich wieder in Flocken ab. In kaltem Alkohol ist es schwer löslich, dagegen leicht löslich in kochendem. Es scheidet sich aus Alkohol in crystallinischen Kügelchen ab, welche sehr durchsichtig und anisotrop sind. In Aether ist dasselbe unloslich. Löslich ist es in Aceton, Chloroform. Benzol und Eisessig. Vorsichtig in trockenem Zustande im Reagensrohre erhitzt, schmilzt es. Bei 145° wird es gelb, bei 160° beginnt es zu schmelzen unter Braunfärbung, bei 170° wird es vollständig flüssig. Die Flüssigkeit ist tiefbraun. Bei der trockenen Destillation sowohl (Parcus) als auch beim Kochen mit verdünnter Salzsäure (Geoghegan) liefert das Cerebrin eine die Fehling'sche Lösung beim Kochen reducirende Substanz.

Thierfelder**) hat aus Cerebrin durch Einwirkung 1—2 procentiger Schwefelsäure ebenfalls eine reducirende Substanz erhalten und zwar einen Zucker, der mit Galactose identisch ist. Es ist derselbe, welchen Thudichum als Cerebrose beschrieb. Ausserdem entsteht aus dem Cerebrin beim Kochen mit verdünnter Schwefelsäure, oder wenn dasselbe in concentrirter Schwefelsäure gelöst und die Lösung in Wasser eingetragen und gekocht wird, Ammoniak und ein stickstofffreier Körper, welchen Geoghegan als Cetylid bezeichnete. Er giebt demselben die Formel: $C_{22}H_{42}O_5$. Das Cetylid quillt ebenfalls im Wasser auf. Es ist leicht löslich in Chloroform und Aether. Es ist weiss, schmilzt bei 62—65°. Wird es mit Kalihydrat geschmolzen, so giebt es unter Wasserstoff- und Grubengasentwicklung Palmitinsäure. Wird das Cerebrin mit concentrirter Salpetersäure gekocht, so färbt es sich gelb und wandelt sich unter Gasentwicklung in ein auf der Flüssigkeit schwimmendes Oel um, welches in der Kälte amorph erstarrt und wahrscheinlich Palmitinsäure ist (Müller und Geoghegan). Nach Drechsel ist Thudichum's***) Phrenosin unreines Cerebrin.

---

*) Journ. f. pract. Chemie. (2.) XXIV. S. 310.

**) H. Thierfelder, Ueber die Identität des Gehirnzuckers mit Galactose. Ztschr. f. physiol. Chemie. XIV. S. 209.

***) J. L. W. Thudichum, Ueber das Phrenosin, einen neuen stickstoffhältigen, specifischen Gehirnstoff. Journ. f. pract. Chemie. N. F. XXV. S. 19.

Derselbe, Bemerkungen zu der Abhandlung: Ueber einige neue Gehirnstoffe von Eugen Parcus.« Ebendaselbst S. 29.

E. Drechsel, Zur richtigen Würdigung der Bemerkungen des Herrn J. L. W. Thudichum zu der Abhandlung: »Ueber einige neue Gehirnstoffe von Eugen Parcus.« Ebendaselbst S. 190.

J. L. W. Thudichum, Würde und Würdigung. Antwort auf den Angriff des Herrn E. Drechsel. Ebendaselbst S. 521.

Da das Cerebrin ein Zersetzungsproduct des Protagons ist, so war es von vorn herein wahrscheinlich, dass dasselbe nicht als solches im Gehirne vorkommt, sondern erst durch eingreifende Zersetzungsprocesse aus dem im Gehirne vorhandenen Protagon gebildet wird. Dies bestätigt auch eine von Baumstark*) ausgeführte Untersuchung des Gehirnes. Baumstark vermied jede eingreifende Procedur bei der Untersuchung des Gehirnes. Er hat Pferdegehirne zunächst in einer mit Aether erfüllten Atmosphäre so lange aufgehängt gelassen, bis das Blut ausgeflossen war. Hierauf wurde dasselbe in grössere Stücke zertheilt und in öfter erneuerten Aether gelegt. Nach 1—3 Monaten war durch den Aether alle wässerige Flüssigkeit verdrängt, dieselbe hatte sich am Boden des Gefässes angesammelt. Er fand in der That nicht Cerebrin, sondern Liebreich's Protagon; wir werden später gelegentlich der Besprechung der Analyse des gesammten Gehirnes nochmals auf die Untersuchung Baumstark's zurückkommen. Chevalier**) fand im Nervus ischiadicus des Menschen ebenfalls Cerebrin; es ist aber auch denkbar, dass in den peripheren Nerven von vorn herein Protagon und nicht Cerebrin enthalten ist. Aus dem gewöhnlichen Cerebrin, welches nach der Angabe Müller's von Parcus dargestellt worden ist, konnte letzterer (l. c.) noch zwei Körper isoliren, von welchen er den einen als Homocerebrin, den andern als Enkephalin bezeichnete. Sie werden vom Cerebrin durch häufiges Umcrystallisiren aus Alkohol und Aether getrennt.

Das Homocerebrin scheidet sich nie wie das Cerebrin in Körnern, sondern als gallertige Masse aus, die concentrirte Lösungen vollständig erstarren macht. Unter dem Mikroskop erscheint es in Form feiner Nadeln. Gegen Lösungsmittel verhält es sich wie Cerebrin, in Wasser gekocht quillt es auf, zersetzt sich beim Erhitzen wie Cerebrin, giebt ebenfalls beim Kochen mit Salzsäure eine Fehling'sche Lösung reducirende Substanz. Der Menge nach beträgt dasselbe nur den vierten Theil von der Menge des Cerebrins. Die Zusammensetzung desselben nach Parcus ist: 70,06 pCt. C, 11,595 pCt. H, 2,23 pCt. N (im Mittel), woraus sich die Formeln: $C_{70}H_{138}N_2O_{12}$, $C_{76}H_{152}N_2O_{13}$ und $C_{80}H_{158}N_2O_{14}$ berechnen lassen.

Das Enkephalin ist nur in geringer Menge im Gehirn zugegen. Es crystallisirt in ganz reinem Zustande aus verdunstenden Lösungen in leicht gekrümmten Plättchen aus. Mit Alkohol vermag es ebenfalls eine Gallerte zu bilden. Mit Wasser gekocht bildet es einen Kleister. Gegen Salzsäure verhält es sich wie Cerebrin und Homocerebrin. Parcus fand bei der Analyse im Mittel: 68,40 pCt. C, 11,60 pCt. H, 3,09 pCt. N, woraus man die Formel: $C_{102}H_{206}N_4O_{19}$ ableiten kann.

Auch das aus dem Gehirn dargestellte Lecithin kommt als solches nicht in demselben vor, sondern es ist ein Zersetzungsproduct des Protagons. Jolly***) hat über die verschiedenen Bindungsweisen der Phosphorsäure in der Nervensubstanz Untersuchungen ausgeführt.

*) F. Baumstark, Ueber eine neue Methode, das Gehirn chemisch zu erforschen und deren bisherigen Ergebnisse. Zeitschr. f. physiol. Chemie. IX. S. 145.

**) Josephine Chevalier, Chemische Untersuchung der Nervensubstanz. Zeitschr. f. physiol. Chemie. X. S. 97.

***) L. Jolly, Compt. rend. LXXXIX. p. 756.

Ewald und Kühne*) haben zuerst aus dem Gehirn und markhaltigen Nervenfasern eine Substanz, welche den marklosen, der Retina und dem Olfactorius fehlt, in bedeutender Menge dargestellt, sie bezeichneten dieselbe als Neurokeratin.

Das von Häuten möglichst befreite Gehirn wird zerkleinert, vollständig mit Alkohol und Aether extrahirt, mit Wasser ausgekocht, mit Pepsin verdaut, der Rückstand gewaschen, mit Salicylsaure versetzt, dann mit alkalischer Trypsinlosung verdaut, ausgewaschen, mit kalter, mit heisser Sodalosung, schliesslich mit $^1/_2$-procentiger Natronlauge extrahirt, mit Essigsaure vom Alkali befreit, schliesslich nochmals mit Alkohol und Aether ausgezogen. Das auf diese Weise isolirte Neurokeratin ist ein gelbliches, sehr hartes Pulver, welches in kalter Schwefelsaure und Kalilauge unloslich ist. Durch Kochen mit verdunnter Schwefelsäure entsteht aus demselben Tyrosin und Leucin. Beim Erhitzen hinterlässt es 16 pCt. Asche; es enthält 2,93 pCt. Schwefel, 11,46 pCt. Stickstoff, während das Keratin (von Kaninchenhaaren dargestellt) 16,81 pCt. Stickstoff enthält. Die peripheren Nerven enthalten 0,316 pCt. Neurokeratin, die graue Gehirnsubstanz 0,327 pCt., die weisse 2,5 pCt. .

Das Neurokeratin befindet sich im Nerven zwischen Scheide und Achsencylinder. Die Nervenstränge vom Hummer enthalten anstatt Neurokeratin Chitin. Nuclein hat Jaksch**) im Gehirne nachgewiesen. Kossel***) hat überhaupt den Gehalt des Gehirns an Nucleinphosphorsäure bestimmt. Auch das Cholesterin ist längst als Bestandtheil des Gehirns bekannt. Baumstark (l. c.) fand freies Cholesterin im Gehirn, ausserdem konnte er aber aus der öligen Mutterlauge desselben, nachdem er dieselbe mit alkoholischer Kalilauge verseift hatte, neuerdings grosse Mengen von Cholesterin darstellen. Es ist also wie im Wollfett (E. Schulze) so auch im Gehirne das Cholesterin in einer Verbindung zugegen (möglicher Weise mit Oelsäure). Ferner ist Keratin gefunden worden, beim Menschen aber nicht beim Ochsen (Lerch, Müller). Auch bei der Taube und beim Hunde hat es Städeler†) nachweisen können. Xanthin und Hypoxanthin haben Scherer††) und Städeler nachgewiesen. Leucin wurde von Müller im Gehirn gefunden, ebenso Harnsäure. Harnstoff ist wahrscheinlich zugegen. Durch die Untersuchungen von Picard†††) sowohl, wie von Sinety*†), jedoch ist seine Gegenwart nicht vollständig erwiesen. Picard benützte Millon's Reagens und giebt selbst zu, dass durch dasselbe nicht sicher die Gegenwart von Harnstoff nachge-

*) Aug. Ewald und Kühne, Verhandl. d. naturf. med. Vers. zu Heidelberg. 1. Heft. S. 5. Maly's Jahresber. 1877. S. 302.

W. Kühne und R. H. Chittenden, Ueber das Neurokeratin. Zeitschr. f. Biol. XXVI. S. 291.

**) von Jaksch, Arch. f. d. ges. Physiol. XIII. S. 469.

***) A. Kossel, Zur Chemie des Zellkernes. Zeitschr. f. physiol. Chem. VI. S. 7.

†) Journal f. pract. Chemie. LXXII. S. 256.

††) Ann. d. Chem. u. Pharm. CVII. S. 314.

†††) P. Picard, Recherches sur l'urée des organes. Compt. rend. LXXXVII. p. 533.

*†) D. Sinety, Le foie n'est pas le seul lieu producteur de l'urée. Gaz. med. de Paris. 1878. p. 365.

wiesen ist. Er findet im Menschenhirn 1,05 Harnstoff pro Mille. Bei Hunden in drei verschiedenen Bestimmungen 1,1, 1,5, 1,3 pro Mille. Sinety findet den Harnstoff aller Organe ziemlich gleich, nur den des Gehirnes etwas höher. Zu erwähnen ist, dass in pathologischen Fällen Glycogen gefunden worden ist, und zwar beobachtete Fütterer*) bei der mikroskopischen Untersuchung des Gehirnes eines Diabetikers, nachdem er dasselbe gehartet und die Stücke mit Jodgummi behandelt hatte, dass die Gefässe der Gehirnrinde mit Glycogen erfüllt waren; vielleicht ist dasselbe durch Embolie in die Gefasse gelangt. Muller hat Inosit nachgewiesen. Er fand in 50 Pfunden Rindergehirn 10 *g* Inosit. Die Gegenwart der Milchsäure ist schon früher erwähnt worden, flüchtige Fettsäuren sind von Müller gefunden worden. Die Asche des Gehirnes reagirt sauer, weil die aus dem Lecithin herrührende Phosphorsäure in derselben ist. Geoghegan (l. c.) hat vor dem Veraschen das Lecithin entfernt und hierauf eine Asche erhalten, welche alkalisch reagirte und reichlich Carbonate enthielt. Es finden sich in derselben Alkalien, Kalk, Magnesium, Eisenoxyd, Chloride, Fluoride, Schwefelsäure, Phosphorsäure, Kohlensäure, Kieselsäure, vielleicht auch Ammoniak. Die cerebrospinale Flüssigkeit ist in jungster Zeit allerdings nur in pathologischen Fallen untersucht worden. Halliburton**) fand in den Flussigkeiten von Meningocele, von chronischem Hydrocephalus kein Serumalbumin, sondern Serumglobulin, ferner auch Protoalbumose (einmal auch Deuteroalbumose). Die Albumosen sind charakteristisch für die Flüssigkeit und fehlen in der Hydrocele, in pericardischen, peritonealen und pleuritischen Flüssigkeiten. Bei acutem Hydrocephalus kommt neben den erwähnten Substanzen noch Serumalbumin vor. In der cerbrospinalen Flüssigkeit kommt noch eine reducirende Substanz vor, die kein Kohlenhydrat sein soll, wie schon Bussy, Deschamps, Turule u. A. vermuthet haben. Moglicher Weise ist dieselbe Pyrokatechin. Schliesslich sei noch die Untersuchung Stöckly's***) über die Fäulnissproducte des Gehirnes angeführt. Es sind zahlreiche Gesammtanalysen des Gehirnes in älteren Zeiten ausgeführt worden, und in Schlossberger's allgemeiner und vergleichender Thierchemie zusammengestellt. In jüngster Zeit hat Baumstark (l. c.) eine sorgfältige Analyse ausgeführt, welche wir im Vorhergehenden schon erwähnt haben. Er hat durch Aether allmahlich die wässerige Flüssigkeit aus dem Gehirne verdrängt und in dieser am Boden des Gefässes angesammelten wässerigen Flüssigkeit Albumin, neben löslichen anorganischen Salzen, die Bestandtheile des Fleischextractes (ausser

*) G. Fütterer, Glycogen in den Capillaren der Grosshirnrinde beim Diabetes mellitus. Centralbl. f. d. medic. Wissensch. 1888. Nr. 28.

**) W. D. Halliburton, Preliminary communication on the proteids of cerebrospinal fluid. Journ. of phys. VIII. p. 14.

Derselbe, Cerebro-spinal Fluid. The Journ. of phys. X. p. 232.

***) Florian Stöckly, Ueber die Fäulnissproducte des Gehirnes. Journ. für pract. Chem. (2) 24, S. 17.

Kreatin), darunter Xanthinverbindungen und Milchsäure gefunden. Im Gehirn fand er Protagon, freies Cholesterin, gebundenes Cholesterin und ausserdem im Aetherextract noch eine Reihe unbekannter Substanzen. Cerebrin konnte er im Gehirne in freiem Zustande nicht nachweisen. Es fanden sich ferner im Gehirne Albuminsubstanzen, Bindesubstanzen, Nuclein und Neurokeratin. Nach ihm kommen auf 100 Theile feuchten Gehirnes an festen Substanzen:

	A pCt.	B pCt.
Im Diffusionswasser	1,5980	2,1298
» Aetherextract	15,9911	0,7411
» Alkoholextract*)	1,5762	1,3290
» » bei 45° (Protagon)	2,5109	1,1801
» » kochend	0,9907	0,6869
» Wasserextract kochend	0,5479	0,6567
» unlöslichen Rest	7,2968	7,3790
Summa der festen Substanzen	30,4646	23,0026
Darin Asche	0,5230	0,5624
» Phosphor	0,3986	0,2945

Die weisse und die graue Substanz sind in ihrer Zusammensetzung verschieden; wir haben schon gelegentlich der Angabe des Wassergehaltes desselben und des specifischen Gewichtes darauf hingewiesen. Nach Kühne und Ewald (l. c.) ist die Markscheide von einer Substanz eingeschlossen, die durch Trypsin gelöst wird, wobei leimgebende Fibrillen aussen abgelöst werden Nach Beseitigung dieser Membran zeigt sich der markhaltige Nerv noch eingeschlossen von einer anderen, welche aus Neurokeratin besteht. Es uberzieht sowohl die Markscheide als äussere Hornscheide, als auch den Achsencylinder, als innere Hornscheide, zwischen Mark- und Achsencylinder. Ausserdem sind beide Scheiden vielfach mit einander durch Brucken verbunden. Man kann diese sehr leicht erkennen, wenn man die Nervenfaser mit Alkohol und Aether auskocht und dann mit Trypsin verdaut. Die Reactionen des Achsencylinders zeigen, dass derselbe aus Albuminstoffen besteht, welcher Art dieselben sind, ist unbekannt. Dem Marke gehört wahrscheinlich das Cholesterin, das Neurokeratin und wahrscheinlich ausschliesslich das Protagon an. Petrowski (l. c.) fand in 100 Theilen weisser Substanz:

Albuminstoffe mit Glutin	24,725
Lecithin	9,904
Cholesterin	51,909
Cerebrin	9,547
in wasserfreiem Aether unlösliche Stoffe	3,342
Anorganische Salze	0,572

Die graue Substanz enthält das unlösliche Eiweiss und Bindegewebe,

*) Abzüglich der im Aether loslichen Bestandtheile, welche zum Aetherextract gerechnet wurden.

und, da dieselbe auch Nervenfasern enthält, Protagon, Cholesterin, Milchsäure, Neurokeratin. Mehr als die Hälfte der festen Substanzen besteht aus Eiweiss und leimgebendem Gewebe. Petrowski fand in 100 Theilen getrockneter, grauer Substanz:

Albuminstoffe mit Glutin	55,37
Lecithin	17,24
Cholesterin	18,68
Cerebrin.	0,53
in wasserfreiem Aether unlösliche Substanzen	6,71

Er fand ferner in der grauen Substanz nur 0,2677 pCt. Asche der frischen, wasserhältigen Substanz. Nach Lassaigne*) reagirt die Asche der grauen Substanz alkalisch.

Schlossberger bestätigt diese Angabe, findet aber viel mehr Asche in der grauen Substanz als Petrowski, beim Kalbe 1 pCt., bei einem 74jahrigen Manne 1,16 pCt. Asche. Baumstark (l. c.) hat auch mit seiner Methode die weisse und die graue Substanz gesondert untersucht. Er fand, dass die wässerige Flüssigkeit beider Substanzen gleich zusammen gesetzt ist. Sie enthält 3,528 resp. 3,639 pCt. festen Rückstand, in welchem Albumin enthalten ist und zwar spontan coagulirendes 14,48 resp. 15,39 pCt., durch Hitze coagulirendes 12,87 resp. 13,12 pCt., andere organische Substanzen 55,19 resp. 55,25 pCt. Er findet, dass das unlösliche Eiweiss und Bindegewebe vorwiegend in der grauen Substanz (5,00 resp. 6,08 pCt. des feuchten Gehirnes) enthalten ist, und dass das freie Cholesterin (1,82 resp. 0,63 pCt.) und das Neurokeratin (1,89 resp. 1,04 pCt.) vor allem in der weissen Substanz vorkommt, welcher nach ihm ausschliesslich das Protagon angehört. Die übrigen Substanzen zeigen keine auffallenden Differenzen. Chevalier (l. c.) hat in der getrockneten Substanz des Nervus ischiadicus des Menschen nach Abzug des 56,63 pCt. betragenden Fettes (Olein): 11,30 pCt. Cerebrin, 32,51 pCt. Lecithin, 12,22 pCt. Cholesterin, 36,80 pCt. Eiweiss, 4,04 pCt. Neurilemm und andere in Natronlauge lösliche Substanzen, 3,07 pCt. Neurokeratin gefunden. Bezüglich der Aschenbestandtheile wollen wir noch die Resultate der von Geoghegan ausgeführten Aschenanalysen bei Menschengehirnen anführen, bei welchen vorher das Lecithin und Nuclein entfernt worden ist. In 1000 Gewichtstheilen Gehirnsubstanz des Menschen fand er als Salze berechnet:

	I	II
K_2SO_4	0,246	0,218
KCl	2,776	2,038
K_2HPO_4	0,472	0,534
Na_2HPO_4	2,212	1,148
Na_2CO_3	0,440	0,748
zuviel CO_3	—	0,004
zuviel Na	0,064	—
$Ca_3(PO_4)_2$	0,036	0,056

*) Journ. de chim. méd. 1850. p. 646.

Physiologische Eigenschaften der Nerven.

Wir wollen in diesem Kapitel nur die physiologischen Eigenschaften der Leitungen, der Nervenfasern besprechen, die der nervösen Centren wollen wir in der speciellen Nervenphysiologie, gelegentlich der Besprechung der Erscheinungen der nervösen Centralorgane, erörtern. Die Nerven sind nicht blos Leitungsbahnen, welche die Erregung von Centrum zu Centrum oder von diesen zur Peripherie und umgekehrt leiten, sie haben sich noch die Eigenschaften des lebenden Protoplasmas bewahrt, sie sind direct erregbar. Nicht blos von den Centren oder von den Sinnesorganen aus können die Erregungen in denselben hervorgerufen werden, sondern es kann in jeder Nervenfaser, an jeder Stelle eine Erregung erzeugt werden, wir können willkürlich ihre physiologische Function hervorrufen, sie willkürlich in Thätigkeit versetzen. Dadurch ist uns ein Mittel gegeben, um die Funktionen der verschiedenen Nervenfasern zu erforschen. Es ist nicht ihre Function, das Licht, den Schall u. s. w. selbst fortzuleiten, sondern in ihnen wird nur eine besondere Erscheinung, die Erregung, weitergeleitet; erst besondere Apparate machen es dem Lichte, dem Schalle u. s. w. möglich, diese Erregung in den Nervenfasern hervorzurufen. Wirken Licht und Schall direct auf die Nervenfaser, so erregen sie sie nicht. Die Fähigkeit, erregt zu werden, bezeichnet man als Erregbarkeit der Nervenfasern. Es kann dieselbe sehr verschieden sein. Die Einflüsse, durch welche die Nerven erregt werden, bezeichnen wir als Reize und die Mittel, durch welche diese Reize ausgeübt werden, bezeichnen wir als Reizmittel. Die Erregung des Nerven bleibt nicht an Ort und Stelle in demselben, sondern sie wird in ihm fortgeleitet. Wir bezeichnen diese Erscheinung als Nervenleitung. Im Nachfolgenden betrachten wir die Erregbarkeit und Erregung des Nerven gemeinsam, die Besprechung der Erscheinungen der Nervenleitung wollen wir besonders anschliessen.

A. Die Erregbarkeit und Erregung der Nerven.

Die Erregung der Nerven erkennen wir daran, dass durch dieselben die Function des Nerven zur Erscheinung kommt. Die Erregung des motorischen Nerven bewirkt constant die Zuckung des mit ihm verbundenen Muskels, die Erregung des Secretionsnerven bewirkt die secretorische Thätigkeit der mit ihm verbundenen Drüsenzellen, die Erregung des sensiblen Nerven ruft die entsprechende Empfindung hervor u. s. w. Um die bei allen Nerven in gleicher Weise geltenden Gesetze der Erregung zu erforschen, wurden von Alters her die motorischen Nerven benutzt und zwar ist es der Ischiadicus des Frosches, welcher mit seinem Gastrocnemius noch in intacter Verbindung steht, an welchem die Gesetze der Nervenerregung und der Nervenerregbarkeit aufgedeckt worden sind. Es wird zu diesem Zwecke der Ischiadicus blossgelegt, im Becken durchschnitten, vorsichtig heraus-

praparirt, ebenso der dazu gehörige Gastrocnemius und beide, ohne ihre Verbindung aufzuheben, ausgeschnitten. Die Erregung des Ischiadicus wird an diesem Praparate durch die Contraction des Gastrocnemius angezeigt. Wir können sagen, wenn durch einen Reiz eine starkere Contraction des Muskels hervorgerufen wird als durch den anderen, dass die Reizung im ersten Falle eine grössere ist, ceteris paribus als im zweiten Falle; jedoch ist die Grösse der Muskelzuckung kein absolutes Maass für die Erregung, da die Zwischenglieder, welche zwischen Nerven und Muskeln eingeschaltet sind, in ihren Eigenschaften noch viel zu wenig bekannt sind. In vollständig isolirtem Nerven kann man die Erregung nur durch die galvanischen Erscheinungen mit Hilfe der erwähnten Apparate, Galvanometer u. s. w. nachweisen. Die für den motorischen Nerven des Kaltblüters gefundenen Gesetze sind bei den Warmblütern und auch für die anderen Nervenarten bestätigt worden. Die zu den Erregungsversuchen verwendeten Erregungs-, Reizmittel werden im Gegensatze zu den physiologischen als künstliche Reizmittel bezeichnet. Es sind dieselben elektrische, thermische, mechanische oder chemische. Wir haben schon früher erwähnt, dass man die Eigenschaft, durch Reize erregt zu werden, als Erregbarkeit bezeichnet. Es ist dieselbe eine sehr verschiedengradige, d. h. durch denselben unveränderten Reiz kann eine verschieden starke Erregung hervorgerufen werden. Es wird die Erregbarkeit in derselben Weise untersucht, wie wir es bei der Erregung gesehen haben, es wird dieselbe Methode angewendet; auch bei ihr ist die Grösse der Muskelzuckung kein absolutes Maass für dieselbe. Die Erregbarkeit kann verschieden sein bei verschiedenen Thieren, ja in demselben Thiere zu verschiedenen Zeiten. Die durch alle Reizmittel hervorgerufene Veranderung der Erregbarkeit begleitet nicht nur die durch dieselben hervorgerufene Erregung, sondern sie überdauert dieselbe in der Regel längere Zeit.

Electrische Einwirkungen auf die Nerven.

Es sind vor Allem die galvanischen Ströme, welche zur elektrischen Erregung der Nerven verwendet worden sind; seltener sind die Entladungen von Elektrisirmaschinen, von Leydner Flaschen in Verwendung gezogen worden.

Zur Erzeugung derselben werden vor allem constante, besonders solche Elemente benutzt, welche starke Ströme liefern. Der Widerstand der thierischen Theile ist ein ausserordentlich grosser (s. das Kapitel Electrophysiologie, Widerstand der Nerven u. s. w.) Es müssen daher die Elemente in grosser Zahl bei den Versuchen verwendet werden und da ihr Widerstand gegenüber dem der thierischen Theile sehr gering ist, so können die Dimensionen derselben sehr klein sein, wodurch ihre Handhabung eine bequemere wird. Es werden kleine Daniell'sche Elemente, vor allem kleine Grove'sche Elemente in der Form verwendet, wie sie du Bois-Reymond beschrieben hat, und zwar zeichnen sich letztere durch ihre Constanz besonders aus. Ist bei gewissen Versuchen die Constanz der Elemente nicht zu berücksichtigen, so

verdienen besonders Flaschen-Elemente, bei welchen kleine Zink- und kleine Kohlenplatten beim Gebrauch in eine Kaliumbichromatlösung, welcher Schwefelsäure zugesetzt ist, getaucht werden, zu empfehlen; dieselben sind billig und sehr bequem in ihrer Anwendung. Um die Stromstärke variiren zu können, kann man verschiedene Wege einschlagen. Man kann den Widerstand im Stromkreis vermehren; da aber die thierischen Theile einen so ausserordentlich bedeutenden Widerstand besitzen, so müssen auch die zum Zweck der Variation der Stromstärke eingeschalteten Widerstande bedeutende sein; man verwendet daher mit Flüssigkeit erfüllte enge Capillarröhren, oder dünne feuchte Fäden u. s. w. Die Stromstärke kann auch durch die Zahl der angewendeten Elemente verändert werden, jedoch ist die Abstufung der Stromstärke durch die angeführten Mittel keine sehr genaue. Am einfachsten, raschesten und genauesten kann die Stromstärke verändert werden durch Herstellung einer Nebenschliessung zur Nervenleitung; durch die Veränderung des Widerstandes in dieser Nebenschliessung kann die Stromintensität im Nervenzweig beliebig abgestuft werden. Es wird dies erreicht durch die Verwendung eines eigenthümlichen Instrumentes, des sogenannten Rheochords, welches von Poggendorff erfunden worden ist und welches du Bois-Reymond zuerst zu physiologischen Zwecken verwendet hat. Theilt sich der vom Elemente E (Fig. 250) gelieferte Strom bei a und b in zwei

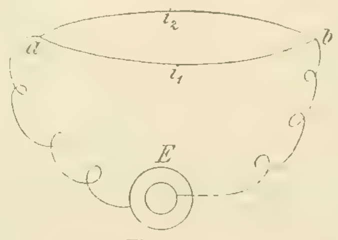


Fig. 250.

Leitungen, so verhalten sich, wenn die Intensität des gesammten Stromes mit J, die Intensität in der einen Zweigleitung mit i_1 und in der anderen mit i_2 bezeichnet wird und die entsprechenden Widerstände in den Zweigleitungen w_1 und w_2 sind, die Stromintensitäten in den Zweigleitungen umgekehrt wie die Widerstände derselben, also: $i_1 : i_2 = w_2 : w_1$; ferner ist die Summe der Intensitäten in den Zweigleitungen gleich der Intensität des gesammten Stromes, also: $i_1 + i_2 = J$. Wenn somit der Widerstand in der einen Zweigleitung erhöht wird, so wird die Stromintensität in der anderen Zweigleitung erhöht und umgekehrt. Wenn wir also zur Nervenleitung eine Zweigleitung bilden, so können wir durch Veränderung des Widerstandes in dieser Zweigleitung den Stromantheil, welcher durch die Nervenleitung geht, beliebig variiren; je mehr Widerstand der Strom in der Nebenschliessung findet, um so grösserer Antheil wird seinen Weg durch den Nerven nehmen. Das Rheochord ist ein Instrument, das die Einschaltung immer grösserer Drahtlängen gestattet, wodurch der Widerstand, den ein Strom in denselben findet, entsprechend erhöht wird. Es wird am besten in der von du Bois-Reymond angegebenen Form gebaut (s. Fig. 251). Von zwei Messingbacken A und B, die sich auf einem Holzkasten befinden, laufen zwei Neusilberdrähte vollständig parallel aus. Diese Drähte durchsetzen hohle Stahlcylinder, welche mit Quecksilber gefüllt und auf der einen Seite durch Korkstopfen verschlossen sind. Die Drähte durchsetzen den Kork, dann das Quecksilber der Cylinder und endlich diese selbst durch eine Bohrung, welche den Drähten gerade den Durchtritt gestattet, jedoch so, dass zwischen der Wand der Bohrung und

dem Drahte kein Quecksilber auslaufen kann. Die Stahlcylinder sind metallisch mit einander verbunden, so dass, wenn ein Strom bei *a* in den Draht *aa'* eintritt, derselbe durch den Schieber sofort auf den andern Draht *bb'* übertritt und nach *b* fliessen kann. Je weiter also der Schieber von *ab* abgeschoben wird, um so grössere Drahtlängen werden in den Stromkreis eingeschaltet; an einer Scala können die Schieberstellungen abgelesen werden. Ist der Schieber so weit als möglich von *ab* entfernt, so beträgt der Widerstand der eingeschalteten Drahtlänge eine Siemens'sche Einheit; zwischen den Messingbacken *B* und *C*, *C* und *D* sind Drähte eingeschaltet, deren Widerstand für jeden eine Siemens'sche Einheit beträgt. Zwischen *D* und *E* ist ein Draht eingeschaltet, dessen Widerstand zwei Siemens'sche Einheiten beträgt; zwischen *E* und *F* ein solcher von fünf Siemens'schen Einheiten und zwischen F und *G* von zehn Siemens'schen Einheiten Widerstand. Werden zwischen je zwei Messingbacken, also zwischen *BC*, *CD*, *DE* u. s. w. Messingstöpsel, welche sie metallisch verbinden, eingesteckt, so wird natürlich der entsprechende Draht aus dem Stromkreis ausgeschaltet, da diese metallischen, gut leitenden Messingstöpsel dem Strom nur einen

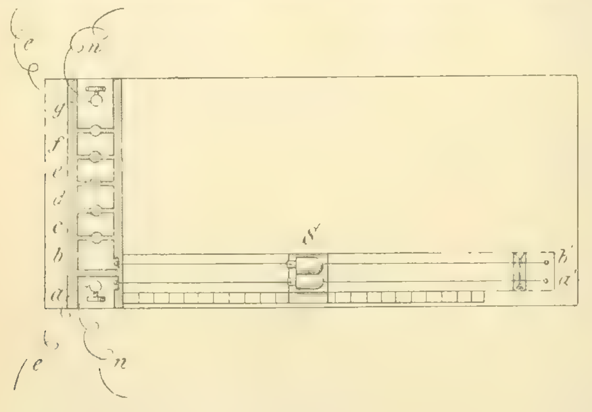


Fig. 251.

sehr geringen Widerstand entgegensetzen. Man kann somit durch Entfernen der Messingstöpsel zwischen den einzelnen Messingbacken die entsprechende Drahtlänge in den Stromkreis einschalten. Es kann also auf diese Weise mit Hilfe des Rheochords ein beliebiger Widerstand von bekannter Grösse bis zu 20 Siemens'schen Einheiten in den Nebenkreis eingeschaltet und dadurch die Intensität des Stromzweiges in der Nervenleitung verändert werden. Um die Stromrichtung zu wechseln, werden Stromwender verwendet; einer der häufigst benutzten Stromwender ist die Pohl'sche Wippe (s. Fig. 252). Dieselbe besteht aus einer kreisrunden Holzplatte, auf welcher sich sechs von einander gleich weit abstehende, in einem Kreise befindliche Vertiefungen finden, welche beim Gebrauche mit Quecksilber gefüllt werden. In jede Vertiefung reicht die Schraube einer Klemme, so dass das Quecksilber derselben mit Leitungsdrähten in leitende Verbindung gesetzt werden kann. Zwei Paare der Vertiefungen sind durch Kupferdrähte, die sich, wie die Figur zeigt, kreuzen, mit einander verbunden; durch die Krümmung des einen der Drähte wird die Berührung derselben an der Kreuzungsstelle vermieden. In das dritte Paar der Vertiefungen wird ein eigenthümlicher Bügel gesetzt; derselbe besteht aus zwei von Kupferdrähten gebildeten Dreizacken, die durch einen Glasstab *g* mit einander verbunden und von einander isolirt sind. Wenn die Näpfchen, in welchen der mittlere Draht

des Dreizacks steht, mit den Polen einer Kette verbunden sind, so wird in den Drähten n_1 n_2, wie aus der Figur ersichtlich ist, bei der Lage, welche in Fig. 252 angedeutet ist, der Strom in entgegengesetzter Richtung fliessen, als wenn der Bügel in der anderen Lage, also nach links übergelegt, sich befindet. Zur Schliessung und Oeffnung der Ströme werden entweder Quecksilbernäpfe oder sogenannte Vorreibschlüssel (s. Fig. 253) benutzt. Die Einrichtung dieser ist eine sehr einfache. Auf einer Ebonitplatte *E* sind zwei Messingbacken *A* und *B* aufgeschraubt, welche mit den Polen der Elemente in Verbindung stehen. Ausserdem führen von diesen Messingbacken die Verbindungsdrähte zu dem Stromkreis, in welchen der Strom des Elementes eingeleitet werden soll. An der Stirne der einen Messingbacke (*B*) ist ein Winkelhebel aus Messing mit Hilfe einer Schraube so befestigt, dass er drehbar bleibt. Hat dieser Winkelhebel die Stellung wie in der Figur, so liegt der horizontale Theil des Hebels gleichzeitig an der Messingbacke *A* an und es geht der Strom des Elementes durch diese gut leitende Brücke und nicht durch den Theil des Stromkreises, in welchen die thierischen Theile eingeschaltet sind, da dieser Theil des Stromkreises einen ausserordentlichen Widerstand

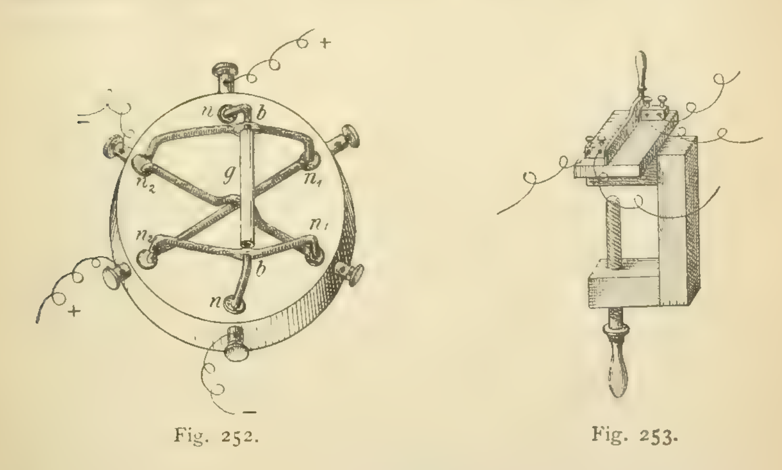


Fig. 252. Fig. 253.

hat. Es ist also der Strom vom Experimentalkreis »abgeblendet«. Wird der rechts befindliche Griff des Winkelhebels niedergedrückt, so wird der früher horizontale Theil des Winkelhebels von *A* abgehoben, die gut leitende Brücke also beseitigt, der Strom muss nun seinen Weg durch die thierischen Theile nehmen. Der Vorgang der Schliessung und der Unterbrechung eines Stromes mit Hilfe eines solchen Vorreibschlüssels durch die Hand ist kein gleichförmiger, und da es, wie wir später sehen werden, oft sehr darauf ankommt, dass die Schliessung und Oeffnung eine vollständig gleichförmige sei, so müssen zu diesem Zwecke besonders gebaute Apparate angewendet werden. Gleichförmiger kann schon die Schliessung bei Quecksilbernäpfen auch mit der Hand gemacht werden, wenn z. B. amalgamirte Metalltheile in Quecksilber getaucht oder aus demselben gehoben werden. Pflüger hat zuerst einen Fallapparat construirt, um die Oeffnung und die Schliessung des Stromes möglichst gleichförmig zu bewerkstelligen. Der Pflüger'sche*) Fallhammer besteht aus einem Klotz aus weichem Eisen, der an einem Stiel befestigt ist, welcher am anderen Ende um eine Achse drehbar ist. Dieser Klotz trägt seitlich einen Messingstift, welcher beim

*) Pflüger, Untersuchungen über die Physiologie des Electrotonus. S. 110, Berlin 1859.

Herabfallen des Hammers auf seine Unterlage in das Quecksilber eines Näpfchens eintaucht. Er kann durch eine Hemmung stets auf derselben Höhe gehalten werden; wird die Hemmung beseitigt, so gelangt die Messingspitze, da der Klotz immer aus derselben Höhe fällt, mit derselben Geschwindigkeit an dem Quecksilberniveau an; durch das Eintauchen der Spitze in das Quecksilber kommt der Schluss des Stromkreises zu Stande und auf diese Weise ist derselbe immer ein gleichformiger. Ist der Stromkreis mit Hilfe des Apparates zu offnen, so fällt der Hammer auf das eine Ende eines zweiarmigen Hebels, wodurch die am andern Ende befestigte Metallspitze aus dem Quecksilber gehoben und dadurch der Strom unterbrochen wird; Siemens*) hat den Apparat noch weiter vervollkommnet. Es ist klar, dass durch alle Apparate, welche eine regelmässige Bewegung besitzen, entsprechende regelmässige Schliessungen und Oeffnungen von Stromkreisen bewirkt werden können; es ist auch eine grössere Zahl solcher Apparate von verschiedenen Forschern in Verwendung gezogen worden.

Die bis jetzt besprochenen Vorrichtungen kommen zur Verwendung, um die Erscheinungen zu studiren, welche bei Schliessung und Oeffnung des Stromes und während der Dauer eines constanten Stromes auftreten. Nun treten auch eigenthümliche Erscheinungen bei Stromschwankungen auf und es sind deshalb besondere Apparate construirt worden, um solche Stromschwankungen zu erzeugen. Man kann sie hervorrufen durch plotzliche Einschaltungen eines grossen Widerstandes oder Entfernung desselben, oder durch Herstellung einer besser leitenden Nebenschliessung u. s. w. Die so erzeugten Schwankungen konnen naturlich bezuglich ihrer Form u. s. w. nicht controlirt werden; soll die Zeit der Schwankungsdauer und die Form derselben eine bestimmte sein, so müssen besondere Apparate angewendet werden. Du Bois-Reymond**) hat einen diesem Zwecke dienenden Apparat, das sogenannte Schwankungsrheochord, construirt. In der Nebenleitung ist ein Rheochord eingeschaltet, und der Schieber desselben wird mit Hilfe einer elastischen Vorrichtung rasch entlang den Drähten fortbewegt; die Resultate, welche mit diesen Apparaten erhalten worden sind, sind nicht befriedigend. Bernstein***) hat einen anderen Apparat vorgeschlagen, bei welchem durch die Bewegung eines Pendels ein Stuck Platindraht so aus Quecksilber herausgeschoben wird, dass in gleichen Zeiten gleiche Drahtlängen auftauchen. Aber auch dieser Apparat konnte nicht zu Experimenten verwendet werden, wahrscheinlich deshalb, weil durch die Pendelbewegung eine zu langsame Bewegung des Drahtes und daher eine zu lange Schwankungsdauer erzeugt wird, welche zur Erregung nicht hinreicht. Ferner ist die Grosse des Widerstandes des Platindrahtes im Vergleiche zum übrigen Widerstand eine zu geringe, so dass auch die durch dieselbe bedingten Schwankungen zu geringe sind, um in Nerven Erregung hervorzurufen. Das erste bei Experimenten brauchbare Instrument, welches gestattet, in bestimmter Zeit eine Stromschwankung von bestimmter (geradliniger) Form zu erzeugen, ist das von Ernst von Fleischl†) construirte Ortho-Rheonom. Der Construction des Apparates liegt das Princip der Wheatstone'schen Brücke (s. Electro-Physiologie) zu Grunde. Einem leitenden Kreise R (Fig. 254) wird von einem Elemente ein Strom so zugeleitet, dass die Eintrittsstelle und die Austrittsstelle einander genau diametral gegenüber liegen. Befindet sich ein um den Mittelpunkt drehbarer guter Leiter in einem Durch-

*) Gad, Arch. f. (Anat. und) Physiol. 1877 S. 41.

**) Du Bois-Reymond, Abhandlung der Berliner Acad. 1862. S. 131. Taf. II. Fig. 8, 8a.

***) Arch. f. Anat. u. Physiol. 1862. S. 531.

†) Sitzungsber. d. Wiener Acad. LXXVI. 3. Abth. 1877.

messer dieses Kreises, so wird, wenn derselbe in der Verbindungslinie der Eintritts- und Austrittsstelle des Stromes liegt, ein bestimmter Stromantheil durch den Durchmesser gehen Die Grösse dieses Antheiles hängt ab von der Grösse des Widerstandes im Kreise und im Durchmesser. Steht dagegen dieser leitende Durchmesser senkrecht zu der erwähnten Lage, also in der Lage *CD*, so wird, wenn der Kreis aus homogenem Material besteht, kein Strom durch diesen Durchmesser gehen; es ist das die Lage, welche bei der Anwendung der Wheatstone'schen Brücke benutzt wird. Hat der Durchmesser eine Lage zwischen diesen beiden Stellungen, so wird stets ein Stromantheil hindurchgehen und zwar ein um so grösserer Stromantheil, je mehr sich der Durchmesser dem nähert, welcher die Aus- und Eintrittsstelle verbindet, je kleiner also der Winkel α ist (s. Fig. 254). Ist nun der Nerv mit seinem grossen Widerstande in der Leitung dieses drehbaren Durchmessers eingeschaltet, so würde, wenn der Kreis ein metallischer und deshalb sein Widerstand ein sehr geringer wäre,

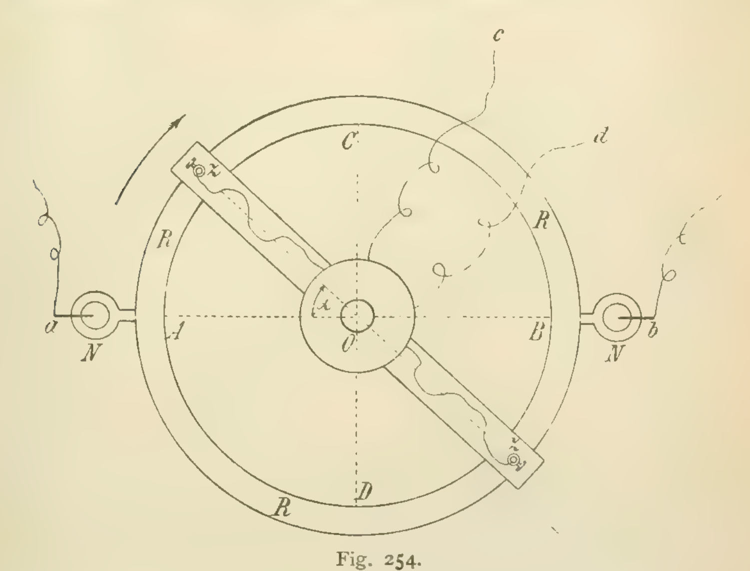


Fig. 254.

ein zu geringer Antheil des Stromes durch die Brücke gehen, als dass er hinreichen würde den Nerven zu erregen. Das Material des Kreises muss deshalb einen grösseren Widerstand besitzen als Metall. Es wurde deshalb ein Leiter zweiter Ordnung gewählt, eine Flüssigkeit, welche sich in einer kreisförmigen Rinne befindet; als Flüssigkeit ward concentrirte Zinkvitriollösung angewendet. An zwei einander entgegengesetzten Punkten der Peripherie wird der Strom in die kreisförmige Rinne *R* eingeleitet; es ist an diesen Punkten die Rinne durch sehr enge Kanäle mit Vertiefungen in Verbindung; diese Vertiefungen und engen Kanäle sind ebenfalls mit Zinkvitriollösung gefüllt und in die Näpfe (*N*) tauchen amalgamirte Zinkdrähte ein; es kann also an den Zuleitungsstellen des Stromes keine Polarisation eintreten. Die Enden des drehbaren Durchmessers sind durch in die Flüssigkeit tauchende »Zinkschwerter« (*Z*), welche ebenfalls amalgamirt sind, mit der Flüssigkeit in der Rinne in leitende Verbindung gesetzt (s. Fig. 255); durch eine besondere Einrichtung ist in die Leitung dieses Durchmessers der Nerv u. s. w. eingeschaltet. Die Drähte *a* und *b* (Fig. 254) sind mit den Polen der Batterie in Verbindung gesetzt; die Drähte *c* und *d* führen zum

Nerven. Durch einfache Rechnung, die wir hier nicht anführen wollen, lässt sich zeigen, dass die Aenderungen des Verhältnisses der Intensität (i) des Stromes in der Brücke, also in der Nervenleitung, zur Intensität (I) des gesammten Stromes den Aenderungen des Winkels α proportional, also eine sogenannte lineare Funktion desselben sind. Würde daher bei der Drehung des Durchmessers I nicht verändert werden, also constant bleiben, so würde natürlich die Intensität i sich vollständig proportional mit dem Winkel α ändern, d. h. wenn der Winkel $\alpha = 2\alpha$ geworden ist, so müsste in dem Verhältniss $\frac{i}{I}$ auch i 2 mal so gross werden, wenn I sich nicht ändert, und würde α p mal so gross werden, so müsste i ebenfalls p mal so gross werden. In Wirklichkeit ändert sich aber der Widerstand, den der Strom findet, je nach der Stellung des leitenden Durchmessers im Kreise. Es wird der Strom im Momente, in welchem die Brücke die Eintrittsstellen verbindet, den kleinsten Widerstand finden, da ein Stromantheil durch den Brückenarm geht. Steht dagegen der Brückenarm senkrecht zu der erwähnten Stellung, so geht kein Stromantheil durch denselben, der Strom findet seinen Weg nur durch den Kreis und der Widerstand ist deshalb für denselben ein grösserer. Er wird also bei der Drehung des Durchmessers die Intensität wechseln; diese Intensitätschwan-

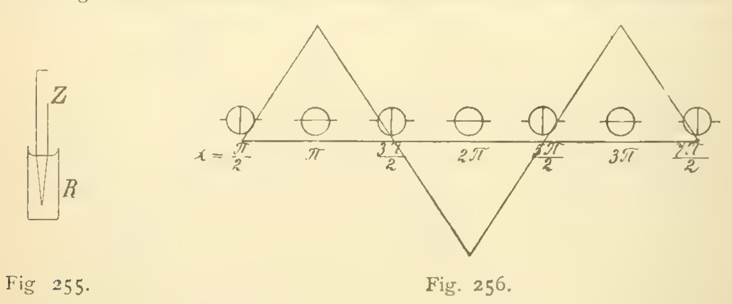


Fig 255.

Fig. 256.

kungen werden um so unbedeutender, je geringer der Stromantheil ist, welcher durch den Brückenarm geht. Bei den Versuchen, bei welchen in dem Brückenarm die schlecht leitenden thierischen Theile eingeschaltet sind, ist aber in der That der Stromantheil, der durch die Brücke geht, ein geringer und es wird daher die Intensitätsschwankung von I in Wirklichkeit eine sehr unbedeutende sein. Die Schwankungscurven, die mit diesem Apparate erzielt werden, sind vollständig geradlinig und haben die Form, wie sie in Fig. 256 angegeben ist, bei constanter Drehungsgeschwindigkeit. Es muss noch erwähnt werden, dass während einer Umdrehung des Durchmessers der Strom einmal seine Richtung gewechselt hat. Der Grund ist leicht einzusehen, da jedes Durchmesserende einmal sich an der Eintrittsstelle und nach 180° an der Austrittsstelle des Stromes befindet; daher befindet sich in der Zeichnung die Hälfte der Curve ober der Abscissenachse, die andere Hälfte unter der Abscissenachse. Der Apparat erlaubt natürlich die Amplitude dieser Schwankung, die Dauer der Schwankungen, also auch ihre Steilheit beliebig zu variiren. Ferner besitzt er eine Einrichtung, welche gestattet, nur einen beliebigen Theil der Curve, also eine beliebige Einzelschwankung auf den Nerven wirken zu lassen. Helmholtz*) theilt ein Verfahren mit, um Stromschwankungen von bestimmter Form zu erzeugen. Der eine Pol einer Kette wird

*) E. du Bois-Reymond, Auszug aus dem Protokoll der fünften Plenarsitzung des internationalen Congresses der Electriker zu Paris am 28. September 1881. Arch. f. Anat. u. Physiol. 1884. S. 63.

mit einer Scheibe, deren Randcurve eine bestimmte Gestalt hat, verbunden. Sehr nahe derselben kann in einer parallelen Ebene eine zweite Scheibe von bestimmter Gestalt bewegt werden, welche mit dem anderen Pole verbunden oder zur Erde abgeleitet ist. In dieser letzteren Leitung ist der Nerv eingeschaltet, der Verlauf der durch electrostatische Induction hervorgerufenen Ladung und Entladung kann durch die Gestalt der Scheibe beliebig geregelt werden. B. Danilewsky*) construirte ebenfalls einen Apparat, welcher Schwankungen von beliebiger Amplitude, Zahl und Form zu erzeugen erlaubt. Er benutzte ein einfaches Uhrwerk mit Regulator und einen Flüssigkeitsrheostaten, welcher in den Nervenkreis oder in eine Nebenschliessung eingeschaltet werden kann. Dieser besitzt eine wenige Millimeter weite Glasröhre, welche ca. 7 *cm* lang und mit einer Lösung von Zinksulphat (oder Kupfersulphat) in Glycerin gefüllt ist; in dem unteren Ende befindet sich eine Electrode, welche fest ist. Die obere Electrode kann in dem Röhrchen mittelst Uhrwerk auf- und abbewegt werden; beide Electroden sind aus Zink, bezüglich aus Kupfer. Die Curvenform der Schwankungen ist bei diesem Apparate die der Sinuscurve. Dr. Constantin Danilewsky**) hat den Apparat so eingerichtet, dass verschiedene Bewegungsformen erzeugt werden können. Amplitude und Intervall der Schwingungen können in weiten Grenzen (100 Oscilation in einer Secunde und 30—40 *mm* Amplitude) geändert werden. Als Leitungsflüssigkeit wird Glycerin benutzt, welches mit concentrirter Zinksulphatlösung oder concentrirter Kupfersulphatlösung versetzt worden ist; der fast unendlich grosse Widerstand des Glycerins kann durch Zusatz von concentrirter Salzlösung beliebig klein gemacht werden. Die Unpolarisirbarkeit der Zinkelectroden wird durch das neutrale Glycerin so gut wie gar nicht beeinflusst; dasselbe gilt auch in gewissen Graden von den Kupferelectroden. Um chemische Ungleichheiten zu beseitigen, strömt ununterbrochen die Flüssigkeit im Rheostaten vom Boden nach aufwärts zu einem ableitenden Rohre. Man erhält mit Hilfe des Apparates einen wellenförmigen, oscillirenden, galvanischen Strom; die Schwankungscurve befindet sich in einer bestimmten Höhe über der Abscissenachse. Aber nicht nur direct im Nervenkreis oder in einer Nebenschliessung desselben kann der Apparat verwendet werden, sondern er kann noch in den Stromkreis einer primären Inductionsspirale eingeschaltet werden, während der Nerv in den Kreis der secundären Spirale eingeschaltet ist. Es wird dann der Nerv durch eigenthümliche Inductionsströme, welche die Schwankungen des primären Stromes hervorrufen, durchflossen.

Fuhr***) hat ebenfalls einen Apparat mit einfachen Mitteln, bei welchen Zinkvitriol als Nebenschliessung benutzt wird, gebaut, der aber nur eine einzige lineare Stromschwankung hervorzurufen gestattet. In ähnlicher Weise hat von Kries†) einen Apparat eingerichtet; welche Schwankungsform jedoch dieser erzeugt, erhellt nicht aus der Beschreibung der Anwendung des Apparates.

Die Inductionsströme finden bei der künstlichen Nervenreizung sowohl bei der Hervorrufung von Einzelreizung als von ganzen Reihen derselben eine sehr ausgedehnte

*) B. Danilewsky, Cbl. f. Physiol. I. S. 490 und über die Reizung der Nerven mittelst der kymorheonomischen Inductionsströme, Cbl. f. Physiol. III. S. 198.

**) Dr. Constantin Danilewsky, Untersuchungen über die electrische Reizung der Nerven. Kymorheonom 1880, Charkow (russisch).

***) A. Fuhr, Einmalige, lineare Stromschwankung als Nervenreiz. Pflüger's Arch. XXXIV. S. 510.

†) J. v. Kries, Ueber die Abhängigkeit der Erregungsvorgänge von dem zeitlichen Verlaufe der zur Reizung dienenden Electricitäts-Bewegungen. Arch. f. Anat. u. Physiol. 1884. S. 337.

Anwendung. Du Bois-Reymond*) sowohl wie Hermann**) haben sich bemüht, in den Nerven direct reizende Inductionsströme zu induciren; in neuerer Zeit hat in dieser Richtung Kendrick***) Versuche ausgeführt. Die zur Nervenreizung benutzten Inductionsströme werden in besonderen Apparaten hervorgerufen und den Nerven zugeleitet. Es sind alle möglichen Methoden zur Hervorrufung von Inductionsströmen, die zur Reizung thierischer Theile verwendet worden sind, benutzt worden. Am häufigsten jedoch werden bei den thierischen electrischen Versuchen die Schliessung und Oeffnung eines constanten Stromes zur Erzeugung der reizenden Inductionsströme verwendet. Die Inductorien bestehen zunächst aus zwei Spiralen; die primäre Spirale hat einen geringen Durchmesser und ist mit dickeren, isolirten Drähten umwunden und kann in die Höhlung der secundären Spirale vollständig eingeschoben werden. Diese letztere besitzt zahlreiche isolirte Windungen eines sehr dünnen Kupferdrahtes und kann auf einer besonderen Schlittenvorrichtung von der primären Spirale beträchtlich weit entfernt und andrerseits auf dieselbe auch vollständig aufgeschoben werden. An einer an dem Schlitten angebrachten Scala kann die Entfernung der Rolle abgelesen werden. Von dieser Einrichtung hat der Apparat den Namen »Schlitten-Inductorium«; er hat heute noch dieselbe Einrichtung, wie sie ihm du Bois-Reymond†) gegeben hat. Durch die Entfernung der secundären von der primären Spirale wird der Inductionsstrom abgeschwächt, Bowditsch††) hat den Apparat so eingerichtet, dass die secundäre Spirale gegen die primäre so gedreht werden kann, dass die Windungsebenen der beiden Spiralen beliebige Winkel einschliessen können, dadurch kann natürlich ebenfalls die Intensität der Inductionsströme beliebig abgeschwächt werden. Nach Bowditsch verhalten sich bei dieser Einrichtung die Intensitäten der Inductionsströme annähernd wie die Cosinus des Winkels zwischen den Achsen beider Spiralen. Der Kettenstrom durchfliesst natürlich die primäre Spirale, und es ist im Schlitteninductorium der Wagner'sche Hammer eingeschaltet, durch welchen selbstthätig der Strom hinter einander geschlossen und geöffnet werden kann. Man kann mit Hilfe des Schlitteninductoriums einzelne Inductionsschläge, Oeffnungs- und Schliessungsschläge, erzeugen oder mit Hilfe des Wagner'schen Hammers eine ganze Reihe. Die unmittelbar auf einander folgenden Inductionsströme, welche durch das Spiel des Wagner'schen Hammers erzeugt werden, haben bekanntlich entgegengesetzte Richtung, und es giebt Vorrichtungen, welche gestatten, die Inductionsströme der einen oder der anderen Richtung für sich allein in Verwendung zu ziehen. Es besteht aber noch ein anderer Unterschied zwischen ihnen. Bei der Schliessung des Kettenstromes wird die Entwicklung desselben durch den ihm entgegengesetzten Extrastrom verzögert, daher ist der Schliessungsinductionsstrom geschwächt und von längerer Dauer. Bei der Oeffnung des Stromes kommt kein Extrastrom zur Entwicklung und der Oeffnungsinductionsstrom ist ungeschwächt. Um diese Ungleichheit des Schliessungs- und Oeffnungsinductionsstromes möglichst zu beseitigen, hat Helmholtz†††) den Wagner'schen Hammer in der Weise eingerichtet, dass nie der Strom geöffnet, sondern nur durch eine

*) Arch. f. Anat. u. Physiol. 1867. S. 496 (Ges. Abh. II. S. 297).

**) Arch. f. d. ges. Physiol. VI. S. 335. 1872.

***) M'Kendrick, Observations on the influence of an electromagnet on some of the phenomena of a nerve. Journ. of anat. and physiol. XIII. p. 219.

†) Du Bois-Reymond, Untersuchungen über thierische Electricität, II. 1. S. 393.

††) Bowditsch, Proceed. amer. acad of arts and scienc. 1875. p. 281.

†††) S. Wundt, Arch. f. Anat. u. Physiol. 1859. S. 538, 550 und du Bois-Reymond, Monatsber. d. Berliner Acad. 1862. S. 372 (Ges. Abh. I. S. 228).

gut leitende Nebenschliessung von der primären Spirale »abgeblendet« wird, so dass nur Schwankungen des Stromes in der primären Spirale hervorgerufen werden, der Stromkreis immer geschlossen ist und die entsprechenden Extrastrome stets zur Entwicklung kommen konnen. Wird zwischen den Leitungsdrähten *ab* (Fig. 257 *B*) des Elementes *E* eine gut leitende Brücke *ab* geschlagen, so wird der Hauptantheil des Stromes durch diese Brücke gehen und nicht durch die einen grösseren Widerstand bietende Rolle *R*. Der bei der Abblendung des Stromes in der Rolle entstehende Extrastrom kommt in derselben zur Ausbildung, in dem er sich in der Brücke abgleichen kann. Um dies zu erreichen, hat Helmholtz die Contactschraube, welche sich beim Wagner'schen Hammer oberhalb der schwingenden Feder befindet, unterhalb derselben (s. Fig. 257 *A*) angebracht. Die von der Kette kommenden Drähte *kk* stehen in Verbindung mit den Säulen *Sl* und *H*; ist die Feder *f* von der Schraube *S* abgehoben, so geht der Strom, wie aus der Figur ersichtlich ist, durch die Windungen des Magnetes *M* mit Hilfe der Drähte *p* zur primären Rolle; der durch den Strom magnetisch gewordene Electromagnet *M* zieht durch den Anker die

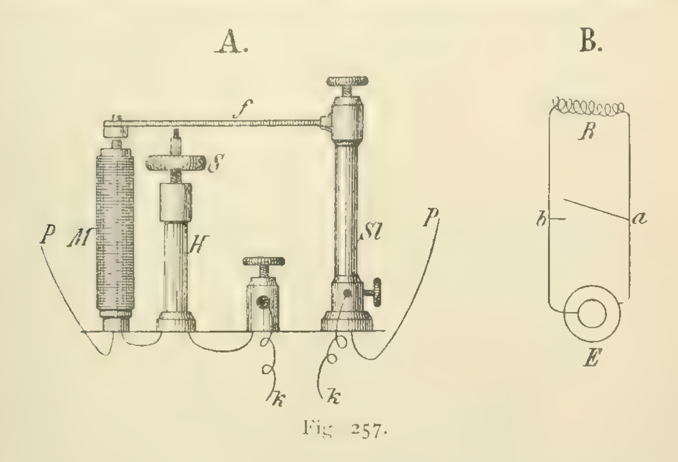


Fig. 257.

Feder *f* auf die Schraube *S* herab, und es strömt nun der Strom durch die gut leitende Feder *f* zwischen beiden Säulen sofort zum Element zurück, ohne durch den Magnet und die primäre Spirale zu gehen; er ist also von diesen beiden letzteren abgeblendet, daher schnellt die Feder wieder ab von der Schraube *S* u. s. w. Die Ausgleichung ist jedoch keine vollständige, da der bei der Abblendung durch die Feder entstehende Strom durch den geringen Widerstand der Feder weniger geschwächt wird als der beim Abheben der Feder entstehende Extrastrom, welcher den grosseren Widerstand des Elementes zu überwinden hat. Es wird also der Oeffnungsinductionsstrom stärker geschwächt werden als der Schliessungsinductionsstrom. Es kommt bei diesen Inductionsapparaten in Folge der Veränderung der metallischen Oberflächen der Schraube und der Feder des Wagner'schen Hammers zu Störungen und Unregelmassigkeiten; um dieses zu beseitigen, hat Kronecker*) eine besondere Vorrichtung, seinen sogenannten Capillar-Contact construirt. Derselbe besteht aus einem T förmigen Capillarrohr; der horizontale Schenkel ist gegenüber dem rechtwinkelig

*) Beiträge der Schüler Ludwig's etc. S. 176, Leipzig 1874. Verhandl. d. physiol. Ges. zu Berlin, 1877—78 Nr. 3. Vgl. auch Tiegel, Ber. d. sächs. Acad. 1875. S. 73.

nach abwärts tretenden durchbohrt In diesem letzteren Schenkel, welcher vertical steht, befindet sich Quecksilber, dessen Kuppe in den horizontalen Schenkel hineinragt. Durch den horizontalen Schenkel fliesst verdünnter Alkohol; durch die Oeffnung tritt die Contactspitze ein, welche bei den Schwingungen der Feder bald aus dem Quecksilber gehoben, bald in dasselbe getaucht wird; durch den Flüssigkeitsstrom wird die Quecksilberoberfläche immer rein gehalten.

Aus den Tönen der schwingenden Feder, welche die Unterbrechung des Stromes besorgt, kann die Zahl der Unterbrechungen natürlich bestimmt werden, und um diese constant zu erhalten, hat Helmholtz*) durch die Zinken einer Stimmgabel die Unterbrechungen ausführen lassen. Auf demselben Princip beruht der acustische Stromunterbrecher von Bernstein**). Endlich hat Froment***) die Apparate so eingerichtet, dass die Schwingungs- also die Unterbrechungszahl beliebig geändert werden kann. Auch die Magnetinduction ist wiederholt bei verschieden construirten Instrumenten zur Erzeugung von Inductionsstromen verwendet worden. Wir wollen noch Kronecker's†) »Toninductorium« (s. Fig. 258) erwähnen. Es hat Warburg zuerst die longitudinalen Schwingungen eines Eisenstabes zur Erzeugung von Inductionsströmen benutzt; auf Grund dieser Versuche hat Kronecker sein Toninductorium construirt. Bei diesem Apparate befindet sich die eine Hälfte des Eisen-

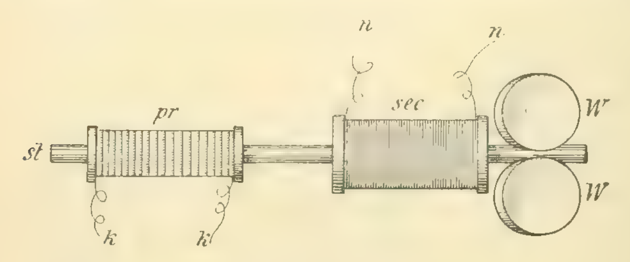


Fig. 258.

stabes in der secundären Spirale (*sec*, Fig. 258), während die andere Hälfte in der primären Spirale *pr* steckt. Das eine Ende des Stabes ist zwischen zwei rotirenden mit Colophoniumpulver bestreuten Lederwalzen geklemmt und durch Drehung derselben wird der Stab longitudinal gestrichen. Mit Hilfe dieses Apparates sind die höchsten Frequenzen von Inductionsströmen erzeugt worden. Zur Erzeugung von Inductionsströmen wurde auch das Telephon††) benutzt; wenn dasselbe angesungen wird, so entsteht eine entsprechende isarithmetische Reihe von Inductionsstromen, welche zum Tetanisiren benutzt werden können. In jüngster Zeit ist von Kraft†††) das Microphon benutzt worden, um durch die von demselben erzeugten Stromschwankungen

*) Helmholtz, Die Lehre von den Tonempfindungen. S. 186. Braunschweig 1863.

**) Bernstein, Untersuchungen über den Erregungsvorgang etc. S. 98. Heidelberg 1871.

***) Compt. rend. XXIV. p. 428, 1847.

†) Kronecker u. Stirling, Arch. f (Anat. u.) Physiol. 1878. S. 5.

††) Du Bois-Reymond, Arch. f (Anat. u.) Physiol. 1877, S. 537; Goltz, Arch. f. d. ges. Physiol. XVI. S. 189, Hermann, ebendaselbst S. 264. 1877.

†††) H. Kraft, Ueber die Anwendung des Microphons zur electrischen Reizung von Nerven. Pflüger's Arch. XLIV.

Nerven zu erregen. Endlich haben wir noch die Methode Danilewsky's*) anzuführen, bei der durch Schwankungen des primären Stromes, welche er mit seinem Kymorheonom erzeugt, eigenthümliche Inductionsströme hervorgerufen werden, die er auch zur Nervenreizung benutzte. Die Ströme werden den thierischen Theilen bei exacten Versuchen stets durch unpolarisirbare Electroden zugeführt (s. Electrophysiologie).

Von dem Zeitmomente der Entdeckung der galvanischen Ströme an haben sich zahlreiche Forscher mit der Untersuchung der Wirkung derselben auf die Nerven beschäftigt. Die Geschichte dieser Forschungen bis zum Jahre 1848 ist ausführlich von du Bois-Reymond in seinen Untersuchungen über thierische Elektricität geschrieben.

Die folgenden Arbeiten sind von Pflüger**) kritisch besprochen und bis zum Jahre 1879 sind die wichtigsten Untersuchungen in Hermanns Handbuch II. 1 angeführt. Es war längst bekannt, dass der constante, electrische Strom wesentlich nur im Momente der Schliessung oder Oeffnung auf den Nerven erregend wirkt, nicht aber während er denselben mit constanter Stärke durchströmt. Wählt man Ströme mittlerer Stärke zur Erregung des Ischiadicus des Frosches z. B., welcher im Zusammenhange mit seinem Gastrocnemius nach seiner Durchschneidung am Becken in unverletztem Zustande aus dem Thiere entfernt worden ist, so kann man, wenn der Strom dem Nerven durch unpolarisirbare Elektroden zugeleitet wird, Folgendes beobachten: im Momente des Stromschlusses zuckt der Muskel, d. h. er verkürzt sich sehr rasch und erschlafft wieder sofort nach der Verkürzung; während der Strom geschlossen ist, verharrt der Muskel in erschlafftem Zustande. Oeffnet man den Strom, so führt der Muskel abermals eine Zuckung aus, um sofort wieder in den erschlafften Zustand überzugehen. Aber nicht nur die Schliessung und die Oeffnung eines constanten Stromes erregt den Nerven und veranlasst eine momentane Verkürzung des Muskels, sondern jede Schwankung der Intensität des Stromes; ob dieselbe positiv ist oder negativ, ist gleichgültig. Den Vorgang während der dauernden Durchströmung durch einen constanten Strom wollen wir später besprechen. Aus dem angeführten Versuche müssen wir also schliessen, dass nicht der constante Strom in seiner unveränderten Stärke erregt, sondern die Schwankungen seiner Intensität. Du Bois-Reymond***) hat die Erscheinungen in der Form folgenden Gesetzes zusammengefasst: Nicht der absolute Werth der Stromdichtigkeit in jedem Augenblick ist es, auf den der Bewegungsnerv mit Zuckung des zugehörigen Muskels antwortet, sondern die Veränderung dieses Werthes von einem Augenblicke zum anderen, und zwar ist die Anregung zur Bewegung, die diesen Veränderungen folgt, um so bedeutender, je schneller sie bei gleicher Grösse vor sich gingen, oder je grösser sie

*) Danilewsky, Die Reizung der Nerven mittelst der kymorheonomischen Inductionsströme. Cbl. f. Physiol. III. S. 198.

**) Pflüger, Untersuchungen über die Physiologie des Electrotonus. S. 1. Berlin 1859.

***) Untersuchungen über thierische Electricität. I. S. 258.

in der Zeiteinheit waren. Die Erregung des Nerven ist eine um so intensivere, je schneller der Stromschluss oder die Stromoffnung erfolgt, also je steiler die Intensitätsschwankung ist, so dass die Nervenerregung durch den Strom als Funktion der Steilheit der erregenden Stromschwankung aufgefasst werden muss. Auf die Starke der Erregung hat die Steilheit und die Grösse der Schwankung Einfluss; von diesen beiden Factoren hängt dieselbe ab. Wenn man die Stromstärke allmählich zunehmen lässt, also eine möglichst geringe Steilheit der Schwankung ertheilt, so kann die Stromstärke zu ausserordentlicher Grösse gedeihen, ohne dass der Nerv erregt wird; dies hat Ritter schon gezeigt. Er hat durch eine eigentumliche Vorrichtung, ohne den Strom zu unterbrechen, immer mehr und mehr Elemente eingeschaltet, so dass er die Stromintensitat ausserordentlich gesteigert hatte, ohne dass Zuckung des Präparates eingetreten ware. In derselben Weise, wie man sich in den Kreis der stärksten Kette »einschleichen« kann, kann man sich ebenfalls herausschleichen, ohne dass Oeffnungserregung eintritt Bei diesen bisher erwähnten Versuchen haben wir blos die Steilheit und die Höhe der Schwankung berucksichtigt, jedoch nicht die Form derselben. Dieser Factor ist erst in neuerer Zeit von den Forschern berücksichtigt worden. Wir haben früher erwähnt, dass es zuerst v. Fleischl*) gelungen ist, mit Hilfe seines Rheonoms geradlinige Stromschwankungen dem Nerven eines Muskels zuzuleiten. Die Contraction des Muskels wurde bei seinen Versuchen auf ein Myographion, auf welchem ein Secundenschreiber die Zeit markirte, gezeichnet; zugleich wurde auch die jedesmalige Nullstellung des Rheonoms auf der Zeichenflache des Myographions verzeichnet. Die Zuckungen treten erst bei einer gewissen Drehungsgeschwindigkeit, also bei einer gewissen Steilheit der Stromschwankungen auf; sie dauern nicht wahrend der vollen Anstiegszeit an, sondern erreichen schon ihr Ende, während die Curve noch weiter an- oder absteigt. Der scharfe Wendepunkt der Curve, also die Gipfel und tiefsten Punkte der Thäler der Curven (siehe S. 680), sind nicht mit Zuckungen verbunden. Je nachdem der obere, mittlere oder untere Theil einer Nervenstrecke durchflossen wird, zeigt sich die absteigende, oder beide, oder die aufsteigende Stromrichtung als die wirksame d. h. zuckungserregende; es ist hierbei zu erinnern, dass die Richtungen des Stromes regelmassig abwechseln. Die Steilheit der Schwankung, welche die Zuckung erregt, hat auch auf die Dauer der Zuckung Einfluss; es ist also die Art des nervösen Reizes von Einfluss auf den Zuckungsvorgang im Muskel. Wenn die Steilheit der Schwankungen zunimmt, so erregt auch die früher unwirksame Stromrichtung Zuckung; endlich werden die Zuckungen bei zunehmender Steilheit maximal und zwar

---

*) E. v. Fleischl, Ueber die Wirkungen linearer Stromschwankungen auf den Nerven. Sitzungsber. d. Wiener Acad. 3. Abth. LXXXII. S. 133.

bei beiden Stromrichtungen. Fuhr*) hat durch einen einfachen Apparat einmalige Schwankung im Nerven erzeugt. Die Schwankungen vollziehen sich, wie in Fleischl's Apparat von Null aufwärts oder zu Null abwärts. Er fand ebenfalls, dass bei zunehmendem Strome die Zuckung eintritt, sobald ein gewisser Strombetrag erreicht ist, also um so früher, je steiler die Schwankung ist. Die Intensität, bei welcher die Zuckung eintritt, ist etwas grösser als die desjenigen Stromes, dessen plötzlicher Schluss eine eben wahrnehmbare Zuckung hervorruft. Starke aufsteigende Ströme, die gewöhnlich keine Schliessungszuckung hevorrufen (s. im Nachfolgenden das Pflüger'sche Erregungsgesetz), gaben, wenn sie durch geradlinige Schwankung eingeführt werden, eine Zuckung, ehe sie noch ihre volle Stärke erreicht haben. Bei abnehmendem Strome ist ein Einfluss der Stromstärke nicht zu ermitteln und überhaupt sind die Erscheinungen schwer zu übersehen. Es tritt die Zuckung (Oeffnungszuckung) bei abnehmendem Strome während des noch vorhandenen Reizstromes ein, bevor also der Polarisationsstrom (welcher dem »polarisirenden«, das ist in unserem Falle dem Reizstrome nachfolgt) erschienen ist. v. Kries**) hat in ähnlicher Weise Schwankungen hervorgerufen, aber die Form derselben ist nicht genau bestimmt. Danilewsky hat durch sein Kymorheonom Stromschwankungen von bestimmter Form erzeugt, und zwar war die Form seiner Schwankungen die der Sinuscurve (s. Physiol. Cbl. I. S. 490).

Während der constante Strom geschlossen ist und keine Schwankung seiner Intensität erfährt, ist kaum eine Erregung durch denselben in der Regel zu beobachten. An sensiblen Nerven jedoch hat man längst die Beobachtung gemacht, dass während der Dauer des Stromschlusses Erregung stattfindet; so hat man, wenn man z. B. am lebenden Menschen die Elektroden eines constanten Stromes so anlegt, dass der Sehnerv von dem Strom durchlaufen wird, nicht blos momentane Lichterscheinungen während der Schliessung und Oeffnung, sondern es findet während der Dauer des Stromes eine dauernde Lichterscheinung statt — ein Beweis, dass der Nerv dauernd erregt wurde. Es ist dieser Versuch jedoch kein reiner, da wir bei demselben nicht sicher sind, dass die peripheren Endapparate des Sehnerven von dem Strome nicht getroffen werden, wodurch natürlich der Beweis hinfällig würde, dass der Sehnerv selbst direct durch den andauernden, constanten Strom erregt wird (Hermann). Es liegen jedoch Beobachtungen schon aus alter Zeit vor, die dennoch für eine constante Erregung des Nerven durch einen constanten Strom während der Dauer seines Schlusses sprechen. Volta schon hat in der Hand eine

---

*) A. Fuhr, Einmalige, lineare Stromschwankung als Nervenreiz. Pflüger's Arch. XXXIV. S. 510.

**) J. v. Kries, Ueber die Abhängigkeit der Erregungsvorgänge von dem zeitlichen Verlaufe der zur Reizung dienenden Electricitatsbewegungen. Arch. f. Anat. und Physiol. 1884. S. 337.

Schmerzempfindung gehabt, wenn der Ulnaris am Vorderarm von einem constanten, starken Strom durchflossen wurde. Grützner*) bestätigt die Beobachtung Volta's und fügt noch hinzu, dass reflectorische Nerven bei Thieren durch constante Ströme dauernd erregt werden. Man hat jedoch auch schon beim motorischen Nerven seit frühesten Zeiten dauernde Erregungen durch den constanten Strom beobachten können. So z. B. hat unter anderen solche du Bois-Reymond bei starken Strömen gesehen. Eckhard**) glaubte ursprünglich, dass es nur Schwankungen des anscheinend constanten Stromes sind, welche die Erregungen hervorrufen. Er selbst jedoch machte in neuerer Zeit Beobachtungen und zwar an Säugethieren, welche die erregenden Wirkungen des constanten Stromes während seines Schlusses zeigen. Wenn nach der Bloslegung des Hypoglossus das Flimmern der Zungenmuskel fehlt, oder wenn es vorhanden ist, durch Befeuchten des Nerven mit warmer physiologischer Kochsalzlösung beseitigt worden ist, so bewirken mittelstarke Ströme nach der Schliessung des absteigenden Stromes nach der Zuckung ein anhaltendes Flimmern der Zungenmuskeln. Er fand noch am Hypoglossus bei Kaninchen und Hunden, ebenso wie an anderen Warmblütlernerven, ob dieselben durchschnitten oder undurchschnitten waren, die tetanisirende Wirkung des absteigenden constanten Stromes. Die Stromstärke ist etwas grösser als die, welche eben Schliessungszuckung hervorruft. Pflüger***) fand schon vor Eckhard eine dauernde, erregende Wirkung völlig constanter Ströme, auch wenn jede Polarisation der Elektroden vermieden war. Die Stromstärke dieses erregenden Stromes war sehr gering, ungefähr von der Ordnung des Muskelstromes. Mit der Verstärkung der Ströme wächst die erregende Wirkung bis zu einer gewissen Grenze, sie nimmt dann wieder ab, um bei einigermassen starkem Strome vollständig zu fehlen; sie tritt leichter ein bei absteigenden Strömen und bei grossen Längen der durchflossenen Strecke. Nach Grützner werden secretorische und vasomotorische Nerven durch den constanten Strom während seines Schlusses nicht erregt. Jedenfalls ist die Erregung auffallend gering und schwach gegenüber der erregenden Wirkung der Stromschwankung. So gering der Einfluss des constanten Stromes auf die Erregung ist, so gross ist er auf die Erregbarkeit; von den schwächsten Stromstärken an (von der Ordnung der Nervenströme) ist derselbe nachweisbar. Wir haben in der Electro-Physiologie den Einfluss der constanten Ströme auf die galvanischen Erscheinungen des Nerven kennen gelernt; wir haben gesehen, dass der Electrotonus im

*) Pflüger's Arch. XVIII. S. 238.

**) C. Eckhard, Ueber eine neue Eigenschaft des N. hypoglossus, Stuttgart, 1882, Cota; und zur Kenntniss der erregenden Wirkungen des constanten Stromes, Eckhard's Beiträge zur Anat. und Physiol. XII. S. 217.

***) Pflüger, Untersuchungen über die Physiologie des Electrotonus. S. 446. Berlin 1859.

Nerven durch den constanten Strom hervorgerufen wird. Aber nicht blos das galvanische Verhalten des Nerven wird verändert, sondern auch die Erregbarkeit. Als Electrotonus bezeichnen wir den Zustand des Nerven; in welchem nicht nur die galvanischen Erscheinungen, sondern auch die Erregbarkeitsverhältnisse durch den constanten Strom geändert sind.

Wenn auch nur ein Theil eines Nerven von einem constanten Strome durchflossen wird, so sind die galvanischen Erscheinungen und die Erregbarkeit des ganzen Nerven verändert. Ritter*) hat zuerst eine hierher gehörige Beobachtung am intacten Körper gemacht. Später**) fand er bei motorischen, mit ihren Muskeln im Zusammenhange stehenden Nerven, dass von »aufsteigend durchflossenen Nerven«, wenn also der Strom im Nerven vom Muskelende weg gegen das Rückenmark gerichtet ist, ein Zustand herabgesetzter Erregbarkeit gegen den Muskel sich ausbreitet. Wenn jedoch der Strom im Nerven gegen das Muskelende gerichtet war, so pflanzte sich ein Zustand erhöhter Erregbarkeit gegen den Muskel hin fort. Nobili***) beobachtete, dass zufällig in Contraction gerathene Froschpräparate durch Ströme von bestimmter Richtung beruhigt werden; Matteucci bestatigt die Beobachtung Nobili's. Auch du Bois-Reymond hat einen Tetanus (dauernde Zusammenziehung) durch schwache aufsteigende Durchströmung des Nerven aufhören gesehen. Valentin†) hat die ersten klaren Beobachtungen gemacht. Er fand die wichtige Thatsache, dass eine von einem constanten Strome durchflossene Nervenstrecke die Erregung nicht oder nur schwach hindurchlässt; ferner bestätigt er, dass ein »aufsteigender Strom« (also vom Muskel zum Nervencentrum gerichteter Strom) die Wirksamkeit eines im Nerven zwischen ihm und dem Muskel angebrachten Reizes herabsetzt. Eckhard††) hat durch sehr sorgfältige Versuche unsere Kenntnisse in diesem Gebiete noch mehr erweitert. Er hat die Erregbarkeitsänderung nicht nur für die electrische Reizung durch constante oder Inductionsströme bei Anwendung von unpolarisirbaren Electroden, sondern auch für chemische und mechanische Reize untersucht. Er bestätigt, dass die Erregbarkeit unterhalb des absteigenden (gegen das Muskelende gerichteten) constanten Stromes erhöht ist. Pflüger†††) hat sehr sorgfältig mit allen betheiligten Factoren experimentirt und

*) Ritter, Beiträge zur näheren Kenntniss des Galvanismus etc. II, 2. S. 57. Jena 1802.

**) Gehlen's Journ. f. d. Chemie, Physik etc. VI. S. 421. 1808.

***) Anal. d. chim. et phys. XLIV. p. 30.

†) Valentin, Lehrbuch der Physiologie des Menschen. 2. Aufl. II. S. 655.

††) Zeitschrift für rationelle Medicin. (2.) III. p. 198. Beiträge zur Anat. und Physiol. I. S. 23.

†††) Allgemeine med. Centralzeitung. 1856. Nr. 22 u. 57; Untersuchungen über die Physiologie des Electrotonus. Berlin 1859.

alle Erscheinungen durch ein allgemeines Gesetz erklärt. Es ist zu bemerken, dass man die nicht durchströmten Theile des Nerven als extrapolare Nervenstrecken, die zwischen beiden Electroden des constanten Stromes liegende und von diesen durchflossene Strecke als intrapolare Strecke bezeichnet. Von den extrapolaren Strecken heisst die dem Centrum zugewendete die suprapolare, die dem Muskel zugewendete die infrapolare Strecke. Pflüger bezeichnet den Zustand des Nerven zu beiden Seiten der Anode (positiven Electrode) als Anelectrotonus, den Zustand des Nerven um die Kathode (negative Electrode) als Catelectrotonus. Das Pflüger'sche Gesetz sagt, dass, wenn ein Nerv auch nur in einem Theil auf- oder absteigend von einem constanten Strome durchströmt wird, während der Dauer des Stromes zu beiden Seiten der negativen Electrode, also in der catelectrotonisirten Strecke, die Erregbarkeit erhöht, zu beiden Seiten der Anode, also in der anelectrotonisirten Strecke herabgesetzt ist. Es wird auch die extrapolare anelectrotonische als hinter dem Strome befindliche Strecke und die catelectrotonische als vor dem Strome befindliche Strecke bezeichnet; man kann daher auch in einfachster Form das Gesetz so formuliren:

Durch den constanten Strom wird vor ihm die Erregbarkeit erhöht und hinter ihm herabgesetzt. Die Erregbarkeitsveränderung ist am grössten unmittelbar an den Electroden selbst und nimmt nach beiden Seiten ab. Bezüglich der intrapolaren, also durchflossenen Strecke, ist zu bemerken, dass, da der an der Kathode befindliche Theil derselben sich in erhöhter Erregbarkeit befindet, der an der Anode befindliche aber in herabgesetzter und beide Zustände gegen die Mitte der Strecke mit der Entfernung von den Electroden abnehmen, es in dieser Strecke einen Punkt geben muss, welcher weder erhöhte noch erniedrigte Erregbarkeit, also unveränderte Erregbarkeit besitzt. Dieser Punkt wird als Indifferenzpunkt bezeichnet. Seine Lage hängt ab von der Stromstärke des polarisirenden Stromes, wie wir später sehen werden.

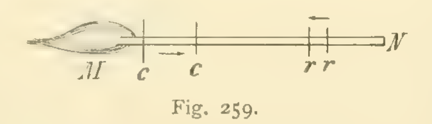


Fig. 259.

Pflüger hat folgende Methode angewendet, um die erhöhte oder herabgesetzte Erregbarkeit im Electrotonus nachzuweisen; wir wollen als Beispiel nur einen einzigen Fall anführen. Die Versuche sind am Frosch-Ischiadicus zuerst gemacht worden und dann erst bei anderen Nerven und anderen Thieren. Er leitet mit Hilfe unpolarisirbarer Electroden dem mit seinem Gastrocnemius verbundenen Ischiadicus den constanten Strom zu, z. B. wie in Fig. 259 durch die beiden Electroden *c c* in aufsteigender Richtung. Ausserdem wird der zu untersuchenden Nervenstrecke, also nach der Figur der suprapolaren, durch die Reizelectroden *r r*, welche auch unpolarisirbar sind, der Reizstrom (ebenfalls ein constanter Strom) zugeleitet. Der

Muskel zeichnet seine Hubhöhe auf die Tafel des Pflüger'schen Myographions; die Stromstärke des Reizstromes ist so gewählt, dass die durch die Schliessung desselben hervorgerufenen Zuckungen eben merkbar sind, so dass eine Verstärkung derselben leicht erkannt werden kann. In unserem Falle wollen wir den constanten Strom in aufsteigender Richtung durch den Nerven senden und daher die erhöhte Erregbarkeit in der suprapolaren Strecke, also vor dem aufsteigenden Strome, im extrapolaren aufsteigenden Catelectrotonus nachweisen. Wir haben früher schon erwähnt (s. Electro-Physiologie), dass durch den constanten Strom ein gleichgerichteter Electrotonusstrom hervorgerufen wird. Dieser Strom würde zur Erscheinung kommen, wenn der Stromkreis der Electroden *r r* geschlossen wird. Wäre nun der Reizstrom, den man durch diese Electroden schickt, diesem Strome gleichgerichtet, so würde er durch den Electrotonusstrom verstärkt werden, und man könnte sagen, die höhere Zuckung verdankt der Verstärkung des Reizstromes durch den Electrotonusstrom ihren Ursprung. Wollen wir daher die erhöhte Erregbarkeit durch eine Erhöhung der Zuckung nachweisen, so müssen wir den Reizstrom in entgegengesetzter Richtung des Electrotonusstromes, also auch des constanten, polarisirenden Stromes durchschicken; wird dann noch die Zuckung erhöht, so kann dies nur durch die erhöhte Erregbarkeit bedingt sein, da in unserem Falle der Tonusstrom sogar den Reizstrom schwächt. Wird der Versuch also in der Weise ausgeführt, dass nach Schliessung des polarisirenden Stromes der entgegengesetzt gerichtete Reizstrom geschlossen wird, so ruft die Schliessung des Reizstromes jedes Mal eine höhere Zuckung hervor als ohne polarisirenden Strom. Es lässt sich aber auch bei chemischer Reizung die Erhöhung der Erregbarkeit in unserem Falle nachweisen. Bringt man, wie Pflüger es gethan hat, an die Spitze einer dreieckigen Glasplatte einen Tropfen concentrirter Kochsalzlösung und schiebt diesen Tropfen unter den Nerven an dieselbe Stelle, wo sich im früheren Versuche die beiden Reizelectroden *r r* befinden, so vergeht erst lange Zeit, bevor durch die Kochsalzlösung eine dauernde Contraction des Muskels, also eine dauernde Erregung des Nerven hervorgerufen wird. Wenn man vor diesem Momente bei unserer Versuchsanordnung den constanten Strom schliesst, so bricht sofort der Tetanus aus, während die Schliessung des Stromes, bevor der Kochsalztropfen an den Nerven gebracht worden ist, keinen Tetanus hervorrief. Wird in diesem Versuche die Richtung des constanten Stromes plötzlich geändert, durchfliesst also derselbe absteigend (gegen den Muskel) den Nerven, so verschwindet wieder dieser Tetanus, weil jetzt der Kochsalzreiz hinter dem Strome angreift und in der entsprechenden Nervenstrecke die Erregbarkeit herabgesetzt ist. Dadurch ist ebenfalls bewiesen, dass vor dem Strome, also auch im extrapolaren, aufsteigenden Catelectrotonus die Erregbarkeit erhöht ist. Die Erscheinungen sind aber noch verschieden, je nach der Stromstärke des constanten polarisirenden Stromes. Wenn man mit den schwächsten, constanten Strömen beginnt, z. B. solchen von der Ordnung des Nervenstromes selbst, so findet man schon die Erregbarkeit des Nerven durch dieselben erhöht. Mit Verstärkung der Stromstärke nimmt die Erhöhung der Zuckungen zu; wird die Stromstärke noch mehr gesteigert so nehmen dieselben wieder ab und bei starken Strömen werden sie sogar niedriger. Es hat somit den Anschein, dass das früher aufgestellte allgemeine Gesetz Pflüger's für den aufsteigenden extrapolaren Catelectrotonus nur für schwache und mittelstarke Ströme Geltung hat, dagegen bei stärkeren Strömen sogar Verminderung der Erregbarkeit eintreten konnte. Pflüger hat nun gezeigt, dass dies jedoch nur scheinbar der Fall ist. Die Erregbarkeit in der Catelectrotonusstrecke ist beim aufsteigenden Strome sicher erhöht, aber der hinter dem Strome befindliche Muskel kann dies nicht mehr anzeigen, da bei starkem Strome die durchflossene Nervenstrecke die aus der Catelectrotonusstrecke kommende Er-

regung nicht mehr durchlässt. Die scheinbare Abnahme der Erregung, von der wir eben vorhin bei der Einwirkung starker Ströme gesprochen haben, ist auf diese allmähliche mit der Steigerung der Stromstärke abnehmende Leitungsfähigkeit der Anelectrotonusstrecke zurückzuführen. Man kann bei Anwendung chemischer Reizung, wie es Pflüger gethan hat, durch den Muskel selbst die Erscheinung in Form einer Curve auf die Tafel des Myographions zeichnen lassen. Wenn man bei aufsteigenden constanten Strömen in der suprapolaren Strecke einen Tropfen einer concentrirten Kochsalzlösung als Reiz einwirken lässt, so bricht bei Schluss sehr schwacher Ströme Tetanus aus. Mit zunehmender Verstärkung des Stromes wird der Tetanus immer stärker, endlich erreicht er ein Maximum, bei weiterer Verstärkung des Stromes wird der Tetanus wieder schwächer und schwächer und endlich bei starkem Strome ist er wieder verschwunden. Die drei übrigen Fälle des extrapolaren Electrotonus konnen in ganz gleicher Weise experimentell zur Anschauung gebracht werden. Diese sind der extrapolare aufsteigende Anelectrotonus, der extrapolare absteigende An- und Catelectrotonus. Es ist hierbei zu bemerken, dass die Richtung des constanten Reizstromes, wenn die erhöhte Erregung des Catelectrotonus nachgewiesen werden soll, immer dem polarisirenden Strome entgegengesetzt sein muss und so oft die herabgesetzte Erregbarkeit im Anelectrotonus nachgewiesen werden soll, dem polarisirenden Strome gleich gerichtet sein muss. Man findet in diesen drei Fällen ohne Ausnahme, da sich die Leitungsfähigkeit der intrapolaren Strecke nicht mehr in der Weise, wie im ersten Falle, einmischt, eine Zunahme der Erhohung der Erregbarkeit im Catelectrotonus und eine ebensolche der Verminderung der Erregbarkeit im Anelectrotonus mit der Zunahme der Stärke des polarisirenden Stromes. Um die Erregbarkeitsverhältnisse in der intrapolaren Strecke zu untersuchen, benutzte Pflüger in zweckmässiger Weise die chemische Reizung, wozu er einen Tropfen concentrirter Kochsalzlösung verwendete. Befindet sich der Kochsalztropfen näher der Anode, so findet man schon bei sehr schwachen Strömen herabgesetzte Erregbarkeit, der durch den Kochsalztropfen hervorgerufene Tetanus wird geringer bei Stromschluss; befindet sich der Kochsalztropfen in der Mitte der intrapolaren Strecke, so findet man bei sehr schwachen Stromen häufig erhöhte Erregbarkeit, bei stärkeren oder starken Stromen aber herabgesetzte Erregbarkeit. Befindet sich der Kochsalztropfen näher an der Kathode, so ist die Erregbarkeit bei schwachen und mittelstarken Stromen erhöht, bei starken Strömen erst herabgesetzt. Nahe an der Kathode wird die Erregbarkeit nur durch ausserordentlich starke Ströme herabgesetzt.

Die intrapolare Strecke befindet sich also bei sehr schwachen Strömen zum grössten Theil im Zustande der erhöhten Erregbarkeit, der Indifferenzpunkt liegt der Anode näher. Bei starken Strömen rückt derselbe näher zur Kathode, d. h. der grössere Theil der intrapolaren Strecke besitzt herabgesetzte Erregbarkeit und befindet sich also im Anelectrotonus. Endlich hat Pflüger noch die Wirkung der totalen Reizung der intrapolaren Strecke untersucht, also die totale Erregbarkeit der durchflossenen Strecke.

Er hat dies in der Weise gemacht, wie es schon Eckhard gethan hat, indem er die secundäre Spirale des Inductionsapparates in den polarisirenden Kreis aufnahm, d. h. der constante Strom durchfloss den Nerven und die secundäre Spirale, der Reizstrom durchfloss die primäre Spirale. Es hat sich also bei der Schliessung und Oeffnung des Reizstromes der in der Inductionsspirale entstehende Inductionsstrom zum vorhandenen polarisirenden Strome addirt.

Pflüger fand, dass die Wirkung des Reizstromes unabhängig von der Richtung des polarisirenden Stromes war. War der polarisirende Strom schwach, so erhöhte er die Wirkung des Inductionsstromes, war der polarisirende Strom stark, so setzte er die Wirkung des Inductionsstromes herab. Ein mittelstarker Polarisationsstrom verändert die Wirkung des letzteren gar nicht. Pflüger erklärt diese Erscheinung durch die Lage des Indifferenzpunktes in der durchflossenen Strecke; bei schwachen Strömen liegt er der Anode näher, der grössere Theil der durchflossenen Strecke befindet sich in erhöhter Erregbarkeit, und da der Inductionsstrom auf alle Theile der Strecke reizend einwirkt, so muss das gesammte Resultat eine Erhöhung der Wirkung sein, da dasselbe von der Summe der Erregbarkeitszustände aller Nervenabtheilungen in der intrapolaren Strecke abhängt. Bei starken Strömen liegt der Indifferenzpunkt der Kathode näher, es besitzt daher der grössere Theil der durchflossenen Strecke verminderte Erregbarkeit, daher wird die Wirkung des Reizstromes herabgesetzt. In neuerer Zeit haben noch Versuche in der Richtung angestellt: Herzen*), Stewart**) und viele Andere. Diese Resultate sind für die motorischen Nerven aller Thiere bestätigt worden. Bei sensiblen, centripetalen Nerven hat zuerst Zurhelle***) Versuche über ähnliche Erscheinungen, wie wir sie am motorischen Nerven gefunden haben, angestellt. Er hatte Frösche mit schwacher Strychnindosis vergiftet, bei denen ein Ischiadicus in der Kniekehle durchschnitten und vorsichtig herauspräparirt war und liess die Zuckungen vom anderen Bein aufschreiben. Der Reiz wurde an dem freipräparirten Ischiadicus zwischen dem polarisirenden Strom und dem Centrum angebracht. Er beobachtete auffallender Weise, dass beide Richtungen des polarisirenden Stromes die Reflexe unterdrücken, woraus für sensible Nerven geschlossen werden müsste, dass die Erregbarkeit im An- und Catelectrotonus herabgesetzt sei. Hällstén†) jedoch wiederholte in neuerer Zeit die Versuche abermals an strychninisirten Fröschen über die electrotonischen Erregbarkeitsveränderungen an sensiblen Nerven, und er konnte das electrotonische Gesetz vollständig bestätigen. Er fand dasselbe auch bei nicht strychninisirten Fröschen an sensiblen Nerven bestätigt. Bei Versuchen am lebenden Thiere, bei welchen wir,

---

*) A. Herzen, L'influenza dell' electrotono sulla excitabilità nervosa e la cosi detta legge di Pflüger. R. Accad. dei Lincei. 1879.

**) G. N. Stewart, Further researches on the apparent change produced by stimulation in the polarisation of nerve. Journ. of physiol. IX. p. 199.

Derselbe, On the stimulation effects in a polarised nerve during and after the flow of the polarising current. Journ. of physiol. X. p. 458.

***) Zurhelle, De nervorum sensitivorum irritabilitate in statu electrotoni. Berlin, 1864 und Untersuchungen aus dem physiol. Laboratorium zu Bonn. S. 80. Berlin 1865.

†) K. Hällstén, Zur Kenntniss der sensiblen Nerven und der Reflexapparate des Rückenmarkes. Arch. f. Anat. u. Physiol. 1888. S. 163.

Derselbe, Electrotonus im sensiblen Nerven. Arch. f. Anat. und Physiol. 1880. S. 112.

da die Nerven von anderen Organen umgeben sind, durchaus nicht die Richtung und die Stromstärke so beherrschen können, wie im ausgeschnittenen Nerven, sind die bei derErregung gefundenen Resultate nur mit grosser Vorsicht zu deuten, und es können Schlüsse, welche den an ausgeschnittenen Präparaten gewonnenen widersprechen, nicht abgeleitet werden, wie es von manchen Electro-Therapeuten geschehen ist; schliesslich konnten auch bei Versuchen, welche mit der nothwendigen Vorsicht angestellt worden sind, am lebenden Menschen die Erregbarkeitsveränderungen im Electrotonus wie am ausgeschnittenen Präparate nachgewiesen werden.

Die im Electrotonus auftretenden Erregbarkeitsveränderungen treten nach Pflüger in der vom einwirkenden Strome durchflossenen Strecke im Catelectrotonus augenblicklich nach der Schliessung ein, wachsen ein wenig und nehmen hierauf langsam wieder ab. Die Veränderungen im Anelectrotonus entwickeln sich langsamer, erreichen ebenfalls ein Maximum und nehmen allmählich wieder ab. Wir haben gesehen, dass die Erregbarkeitsveränderungen sich nicht auf die durchflossene Nervenstrecke beschränken, sondern über dieselbe hinaus auf den ganzen Nerven sich verbreiten. Wir müssen also untersuchen, mit welcher Geschwindigkeit diese Ausbreitung der Veränderungen von der durchflossenen Strecke aus stattfindet. Die ersten Versuche hierüber hat Wundt*) ausgeführt. Er hat mit Hilfe eines Pendelmyographions den erregenden Strom nach einer kurzen messbaren Zeit nach dem polarisirenden geschlossen und die Zuckungscurve aufgeschrieben. Er fand, dass von der Anode eine Hemmungswelle und von der Kathode eine Erregungswelle über den Nerven läuft. Die anodische Hemmungswelle verläuft langsamer als die kathodische, sie wächst mit der Stärke des polarisirenden Stromes und der Erregbarkeit des Nerven; für schwache Ströme ist die Geschwindigkeit 0,080—0,500 *m* in der Secunde, bei starkem Strome 1,5—1,7 *m* in der Secunde. Die kathodische Erregungswelle scheint die gewöhnliche Nervenleitungsgeschwindigkeit zu besitzen. Ganz ähnliche Resultate hat Grünhagen**) mit einer anderen Methode erhalten. Den Plan zu diesen Versuchen hatte übrigens schon Czermak***) publicirt. Ersterer hat einen Muskel vom Nerven aus tetanisirt (in dauernde Contraction versetzt), durch eine Reihe von Inductionsströmen; der Muskel schrieb seine Contraction auf die Trommel eines Myographions auf. In einem auf der Trommel genau bezeichneten Momente lässt er oberhalb der Reizstelle einen constanten Reiz durch den Nerven fliessen. Die Tetanuscurve wird durch den Catelectrotonus plötzlich erhoht, durch den Anelectrotonus plötzlich zum Sinken gebracht, und der Abstand der Momente des Eintrittes dieser Veränderungen in der Curve von den Schliessungs-

---

*) Arch. f. d. ges. Physiol. III. S. 437. 1870. Untersuchungen zur Mechanik der Nerven und Nervencentren. I. Erlangen, 1871.

**) Arch. f. d. ges. Physiol. IV. S. 547.

***) Arch. f. Anat. u. Physiol. 1863. S. 65 u. 70.

momenten entspricht der Fortpflanzungszeit der verschiedenen Erregbarkeitsveränderungen von der durchflossenen Strecke bis zur Reizstelle. Auch er fand, dass der Catelectrotonus dieselbe Fortpflanzungsgeschwindigkeit besitzt wie die Erregung, dass dagegen der Anelectrotonus sich beträchtlich langsamer fortpflanzt. Wir haben früher schon in der Electrophysiologie erwähnt, dass die im Electrotonus auftretenden galvanischen Erscheinungen nach der Mehrzahl der Untersucher ebenfalls sich ungefähr mit der Geschwindigkeit der Erregung im Nerven fortpflanzen. Es folgt daher aus diesen Beobachtungen, dass die galvanischen Erscheinungen des Electrotonus die Erregbarkeitsveränderungen im Electrotonus begleiten, gerade so wie die Negativschwankung die Erregungswelle begleitet. Nicht nur während der Zeit, in welcher ein Strom den Nerven durchfliesst, ist die Erregbarkeit des ganzen Nerven verandert, sondern es dauert diese Veränderung auch noch eine Zeit lang nach dem Aufhören des Stromes an. Dies ist schon seit den Zeiten bekannt, in welchen man sich überhaupt mit der Untersuchung der Wirkung des electrischen Stromes auf den Nerven befasste. Man hat diese Nachwirkung als »Modification« bezeichnet. Pflüger (l. c.) nennt die Modification positiv, wenn erhöhte Erregbarkeit zurückgeblieben ist, dagegen negativ, wenn verminderte Erregbarkeit zurückgeblieben ist. Er fand, dass unmittelbar nach der Unterbrechung des Stromes gerade das entgegengesetzte Verhältniss in Bezug auf die Erregbarkeit der Nervenstrecke eintritt, wie es während der Durchströmung zugegen ist, also die erhöhte Erregbarkeit des Electrotonus macht einer herabgesetzten Erregbarkeit Platz und umgekehrt. Dieses Verhältniss findet sich aber nur während einer ganz kurzen Zeit nach Aufhören des Stromes, indem im Gebiete des früheren Catelectrotonus die für kurze Zeit herabgesetzte Erregbarkeit einer dauernd erhöhten Platz macht, so dass einige Zeit nach Aufhören des Stromes eine länger andauernde Erhöhung der Erregbarkeit im ganzen Nerv zu finden ist. Unmittelbar nach Aufhören des Stromes geht die verminderte Erregbarkeit des Anelectrotonus in erhöhte Erregbarkeit über, die allmählich bis zur Grösse der normalen Erregbarkeit abnimmt; die erhöhte Erregbarkeit im Catelectrotonus macht kurze Zeit einer verminderten Erregbarkeit Platz, welche aber sehr bald ebenfalls in erhöhte Erregbarkeit umschlägt, welche längere Zeit anhält und allmählich auf die Grösse der gewöhnlichen Erregbarkeit herabsinkt.

Im Allgemeinen ist zu bemerken, dass die grössere Stromstärke auch eine stärkere Erregung hervorruft. Es lässt sich diese Erscheinung auf das Gesetz Du Bois-Reymonds, dass die Grösse der Erregung von der Steilheit der Schwankung abhängt, zurückführen. Wenn in gleichen Zeiten eine grössere Intensität erreicht werden muss, so wird auch eine steilere Schwankung ausgeführt werden müssen. Dass die Grösse der Erregung von der schliesslich erreichten Intensität unabhängig ist, haben Fleischl's Beobachtungen gezeigt, welcher, wie wir früher gesehen haben, mit seinem Rheonom beobachtet hat, dass die

Zuckungen, welche die Schwankungen hervorrufen, vorübergehend sind, wenn auch die Schwankungscurve weiter auf- oder absteigt. Die Grösse der Erregung durch die Schwankungen, wenn dieselben nicht von Null aus stattfinden, hängen von der Grösse des Bestandstromes (Hermann) ab. Es ist hierbei zu beachten, dass die vom Bestandstrom durchflossenen intrapolaren Strecken durch die Schwankung erregt werden, und dass die totale Wirkung von der durch die Stromstärke des Bestandstromes bedingten Lage des Indifferenzpunktes abhängt, dass mit zunehmender Stromstärke also ein immer grösserer Theil dieser Strecke, herabgesetzte Erregbarkeit besitzt. Jedoch sind die Verhältnisse sehr schwer zu überblicken. Nasse*) fand durch das Experiment, dass die positive Schwankung mit wachsendem Bestandstrom immer stärkere Erregung hervorruft, bei weiterer Zunahme des Stromes nimmt die erregende Wirkung wieder ab. Die erregende Wirkung der negativen Schwankung nimmt bei allmählicher Steigerung der Stromstärke zuerst ab, nachher wieder zu. Bei gewissen Stromstärken wächst die Hubhöhe des Muskels mit Zunahme der Stärke des den zugehörigen Nerven reizenden Stromes. Man bezeichnet die von dem Muskel unter diesen Umständen ausgeführten Zuckungen als »untermaximale« Zuckungen. Hermann (s. dessen Handbuch II. S. 107) giebt an, dass mit zunehmender Reizstärke die Zuckungen anfangs rascher und dann langsamer wachsen. Fick**) jedoch fand, dass innerhalb gewisser Grenzen der Reizströme die Hubhöhen proportional der Reizstärke wachsen. Tigerstedt und Willhard***) bestätigen die Beobachtungen Hermanns. Fick machte ausserdem noch die Beobachtung, dass die Zuckungen bis zu einem Maximum während des Wachsens der Stromstärke ansteigen; wird die Stromstärke weiter gesteigert, so wachsen die Zuckungen nur mehr allmählich. Diese werden als übermaximale Zuckungen bezeichnet, sie erreichen ein zweites Maximum. Ferner machte Fick die Beobachtung, dass bei anfänglicher Steigerung der Stromstärke die Zuckungen zunehmen und nach der Erreichung des ersten Maximums wieder abnehmen, ganz verschwinden können, um dann erst bei weiterer Reizung wieder aufzutreten und das zweite Maximum zu erreichen. Diese Erscheinung hat Fick als »Lücke« bezeichnet, er sucht die Erscheinung aus dem grossen Leitungswiderstand der anelectrotonisirten Nervenstrecke zu erklären. Lamansky, Tiegel†) bestätigen die Beobachtung Fick's und letzterer findet aber auch die Erscheinung bei absteigenden Inductionsströmen.

*) O. Nasse, Pflüger's Arch. III. S. 476.

**) Sitzungsber. d. Wiener Acad. 2. Abth. XLVI, S. 350. XLVII, S. 79. XLVIII, S. 220; Untersuchungen über electrische Nervenreizung, Braunschweig, 1864.

***) R. Tigerstedt und A. Willhard. Zur Kenntniss der Einwirkung von Inductionsströmen auf den Nerven. Mittheil. aus dem physiol. Labor. d. Carol. med. chir. Instit. in Stockholm, herausgegeben von Chr. Lovén. III. und die Muskelzuckungen in ihrer Abhängigkeit von der Stärke electrischer Reizung. Ebendaselbst.

†) Pflüger's Arch. XIII. S. 272.

Man kann die Erscheinung nicht aus einer Ermüdung des Nerven (Hermann) ableiten, da, wie wir später sehen werden, eine Ermüdbarkeit desselben durch electrische Reize noch nicht nachgewiesen werden konnte, so dass man wahrscheinlich die Erscheinung auf ein eigenthümliches Verhalten der nervösen Endapparate im Muskel oder des Muskels selbst wird zurückführen müssen. Sehr nahe der angeführten Erscheinung steht eine von Wedensky*) beobachtete; er fand, dass unter Umständen durch Verringerung des Rollenabstandes des Inductionsapparates der hervorgerufene Tetanus nicht verstärkt, sondern beseitigt wird; beim Zurückkehren zum grösseren Rollenabstand tritt derselbe wieder auf, auch durch frequentere Schwingungen des Wagner'schen Hammers kann ein wirksamer Reiz unwirksam werden. Der »Pessimumzustand« des mit zu starken oder frequenten Reizen indirect (vom Nerven aus) erregten Muskels, d. h. seine scheinbare Ruhe trotz nachweisbarer Zuleitung der Erregung durch die Nerven beruht nicht auf Erschöpfung, da sonst Schwächung der Reize, nicht Contraction hervorrufen könnte; es tritt sogar in diesem Zustande eine Art Erholung des Muskels ein. Das Optimum der Reizfrequenz liegt am frischen Froschmuskel bei etwa 100 Reizen in der Secunde. Es hängt dies vom Zustande des Muskels ab, daher kann bei frequenten Strömen der Tetanus abwechselnd zu- und abnehmen. Die Actionsströme (des Muskels) zeigen dieselbe Abhängigkeit wie die Contractionen. An den Nerven ist von einer solchen Erscheinung nichts beobachtet worden. Die telephonische Beobachtung der Actionsströme des Muskels führt zu dem Schlusse, dass durch die Muskel oder die Nervenendigung in denselben die ihnen von den Nerven zugetragenen Reizfrequenzen transformirt werden können. Diese Beobachtung ist ein neuer Beleg dafür, dass nicht unter allen Umständen die Muskeln durch ihre Contraction die Erregungen des zugehörigen Nerven anzeigen. Engelmann**) schliesst aus dem Ausbleiben des Tetanus bei sehr kurzen Reizintervallen auf eine Eigenthümlichkeit des Nerven, in kurzer Zeit einer neuen Erregung unfähig zu sein. Dieser Schluss ist sehr wahrscheinlich nicht zutreffend, da bei der grossen Frequenz Störungen in der Unterbrechung leicht möglich sind. Dass die Stromstärke die Erregbarkeit ausserordentlich beeinflusst, haben wir früher schon angeführt.

Schon sehr schwache Ströme (von der Stärke des Nervenstromes) verändern die Erregung, rufen also den Electrotonus hervor. Der Electrotonus nimmt mit der Stromstärke zu, erreicht bald ein Maximum; bei weiterer Steigerung der Stromstärke nimmt er nur mehr an Ausbreitung zu. Je stärker der Strom ist, um so länger dauert auch seine

---

*) N. Wedensky, Pflüger's Arch. XXXVII. S. 69.

Derselbe, Ueber die Beziehung zwischen Reizung und Erregung im Tetanus. Russisch. Petersburg. 1886. Jahresber. u. d. F. d. Anat. u. Physiol. XV. S. 25.

**) Pflüger's Arch. IV. S. 3.

Nachwirkung. Nur die kurze, dem Catelectrotonus folgende negative Modification (Herabsetzung der Erregbarkeit) ist um so kürzer, je stärker der Strom ist*).

Wir haben schon früher erwähnt, dass nur die Stromschwankungen, also auch die Schliessungen und Oeffnungen, Zuckung hervorrufen. Wir haben aber jedes Mal unentschieden gelassen, ob Schliessungs- oder Oeffnnngszuckung eintritt. Es sind zwei Momente, welche auf das Resultat Einfluss haben, es ist die Stromstärke und die Stromrichtung. Wir wollen hier nur von den Einflüssen auf frische, entweder im lebenden Thiere noch befindliche motorische Nerven oder auf frische intacte, unverletzt herauspräparirte sprechen, da unmittelbar nach dem Tode des Thieres oder nach dem Herauspräpariren des Nerven allmählich weiter gehende Veränderungen der Erregbarkeit eintreten, von welchen wir später sprechen wollen. Zuerst beobachtete Pfaff (1793), dass die Schliessungszuckung bei absteigenden Strömen leichter eintritt, dass ferner die Oeffnungszuckung durch den aufsteigenden Strom begünstigt wird. Ritter setzte die Untersuchungen fort; er benutzte in der Regel zwei Nerven, welche von einem Strom gleichzeitig in entgegengesetzter Richtung durchflossen wurden. Er berücksichtigte aber bei seinen Untersuchungen wesentlich nur die Erregbarkeitsveränderungen, welche am ausgeschnittenen Nerven allmählich während des Absterbens eintraten. Ferner beobachtete er gelegentlich dieser Versuche einen Unterschied im Verhalten der Beuger und Strecker. Auch Nobili berücksichtigte nur solche Erregbarkeitsveränderungen, und wir wollen daher nicht jetzt, sondern später, wenn wir von den Absterberscheinungen sprechen werden, diese Beobachtungen anführen. Der erste, welcher ausser der Stromrichtung auch die Stromstärke mit in den Experimentalkreis einführte, war Heidenhain**). Er untersuchte vor allem den Einfluss der Stromstärke auf möglichst unveränderte, frische Präparate und begann mit den allerschwächsten Strömen, ging jedoch nicht bis zu den stärksten Strömen. Seine Untersuchungsresultate sind in folgender Tabelle zusammengestellt:

Stromstärke	Absteigender Strom		Aufsteigender Strom	
	Schliessung	Oeffnung	Schliessung	Oeffnung
I.	Ruhe	Ruhe	Zuckung	Ruhe
II.	Ruhe (Seltener Zuckung)	Zuckung (Seltener Ruhe)	Zuckung	Ruhe
III.	Zuckung	Zuckung	Zuckung	Ruhe
IV.	Zuckung	Zuckung	Zuckung	Zuckung

*) Obernier, Arch. f. Anat. u. Physiol. 1861. S. 269.

**) Arch. f. physiol. Heilkunde. 1857. S. 442.

Diese Tabelle stellt also das »Zuckungsgesetz« oder Erregungsgesetz nach Heidenhain dar. Die von ihm angewandten stärksten Ströme entsprechen den mittleren anderer Experimentatoren, indem er durch sie sowohl bei Schliessung als Oeffnung des auf- und absteigenden Stromes Zuckung erhielt. Die späteren Beobachter fanden, dass die grössten Stromstärken, welche Heidenhain angewendet hat, allerdings alle vier Zuckungen geben; wenn man jedoch die Stromstärken noch weiter steigert, so bekommt man die Erscheinungen, welche Pfaff beobachtet hat, nur Schliessungszuckung bei absteigenden Strömen, nur Oeffnungszuckung bei aufsteigenden. Es sind folgende Untersucher anzuführen: Bernard*), Schiff**), Regnauld***), Wundt†), Baierlacher††), Betzold und Rosenthal†††), welche ausführliche Untersuchungen auf diesem Gebiete ausgeführt haben. Pflüger*†) hat eine Tabelle für das Zuckungsgesetz zusammengestellt, die den Resultaten der meisten Beobachter entspricht. Dieselbe ist folgende:

Stromstärke	Aufsteigender Strom		Absteigender Strom	
	Schliessung	Oeffnung	Schliessung	Oeffnung
schwach	Zuckung	Ruhe	Zuckung	Ruhe
mittelstark	Zuckung	Zuckung	Zuckung	Zuckung
stark	Ruhe	Zuckung	Zuckung	Ruhe oder schwache Zuckung

Dieses Zuckungsgesetz lautet: »Beim aufsteigenden Strom tritt bei den schwachsten Strömen weder bei Schliessung noch bei Oeffnung Zuckung ein. Mit Verstärkung der Intensität tritt zuerst die Schliessungszuckung auf, sie wächst, später erst tritt die Oeffnungszuckung hinzu, so dass bei mittleren Stromstärken sowohl Schliessung und Oeffnung des Stromes Zuckung hervorrufen. Wird die Stromstärke noch mehr vergrössert, so nimmt die Schliessungszuckung ab, bis sie endlich verschwindet, die Oeffnungszuckung bleibt. Beim absteigenden, zum Muskel gerichteten Strome, ruft weder die Schliessung noch die Oeffnung der schwächsten Ströme eine Zuckung hervor. Wird die Inten-

*) Bernard, Leçons sur la physiologie du système nerveux I. p. 168. Paris 1858.

**) Schiff, Lehrbuch der Muskel- und Nervenphysiologie. S. 80. Lahr 1858—59.

***) J. Regnauld, Journ. d. l. physiol. 1858. p. 404.

†) Wundt, Arch. f. physiol. Heilkunde. 1858. S. 354 und Untersuchungen zur Mechanik der Nerven und Nervencentren. I. S. 250. Erlangen 1871.

††) Baierlacher, Ztschrift f. rat. Med. (3) V. S. 233. 1858.

†††) v. Betzold und Rosenthal, Arch. f. Anat. u. Physiol. 1859. S. 131.

*†) Pflüger, Untersuchungen über die Physiologie des Electrotonus. S. 453. Berlin 1859.

sität des Stromes allmählich verstärkt, so tritt zuerst abermals die Schliessungszuckung auf; dieselbe wächst, später tritt auch die Oeffnungszuckung hinzu. Bei noch stärkerer Zunahme der Stromintensität nimmt die Oeffnungszuckung wieder ab, um schliesslich zu verschwinden, während die Schliessungszuckung bleibt. Wie wir schon wiederholt erwähnt haben, sind die Erscheinungen am lebenden Thierkörper, welche bei Reizung motorischer Nerven auftreten, mit grosser Vorsicht zu deuten. Fick und Orelli*) beobachteten am lebenden Menschen, dass die Schliessungszuckung ganz unabhängig von der Stromrichtung entweder allein auftritt oder über die Oeffnungszuckung überwiegt. Valentin**) hat aber vorher schon dieselbe Erscheinung am lebenden Thier beobachtet; Bernard (l. c.) sowohl wie Schiff (l. c.) bestätigen die Beobachtung. Es muss dies darauf zurückgeführt werden, dass zu den Nerven nur schwächere Stromschleifen gelangen, daher nur das erste Stadium des Zuckungsgesetzes, welches für schwache Ströme gilt, hier in Betracht kommt. Bei Anwendung starker Ströme konnte Brenner***) das ganze Zuckungsgesetz bestätigen. Das Verständniss des Zuckungsgesetzes wurde durch eine Beobachtung, welche Pflüger†) und unabhängig von ihm Chauveau††) gemacht hat, ermöglicht. Sie fanden nämlich, dass **der electrische Strom stets nur an einer Electrode erregt, bei der Schliessung an der Kathode, bei der Oeffnung an der Anode.** Chauveau sah nämlich, dass die Schliessungszuckung eines schwachen aufsteigenden Stromes ausblieb, wenn er den Nerven zwischen beide Electroden mit einer Pincette quetschte, ohne ihn in seiner Continuität zu zerstören. Die nach wie vor eintretende Oeffnungszuckung bewies, dass durch die mechanische Misshandlung die Leitung des Stromes nicht gestört wurde, sondern nur die der Erregung. Es konnte also die Erregung bei der Schliessung nur von der Cathode ausgehen, während bei der Oeffnung dieselbe offenbar von der Anode ausgeht. Pflüger fand, wenn er durch den Ischiadicus einen constanten Strom durch eine grössere Strecke und eine längere Zeit durchfliessen liess und derselbe eine absteigende Richtung hatte, dass der bei Oeffnung des Stromes auftretende Tetanus (Ritter'sche Tetanus, wir werden denselben später kennen lernen) sofort unterbrochen wurde, wenn während seines Bestehens der Nerv zwischen beiden Electroden unterhalb der Region des Anelectrotonus durchschnitten wurde. War der Strom jedoch aufsteigend, so blieb der

*) Wiener med. Wochenschrift 1856. Nr. 49.

**) Valentin, Lehrbuch der Physiologie des Menschen. 2. Auflage II. 2. S. 634, Braunschweig 1848.

***) Brenner, Untersuchungen und Beobachtungen auf dem Gebiete der Electro-Therapie. II. Abth. 2—4. Leipzig 1869.

†) Pflüger, Untersuchungen über die Physiologie des Electrotonus S. 453, 1859; Arch. f. Anat. u. Physiol. 1859 S. 133. Untersuchungen aus dem physiol. Labor. zu Bonn S. 144, Berlin, 1865.

††) Chauveau, Journ. d. l. physiol. 1859, p. 490, 553; 1860 p. 52, 274, 458, 534.

Tetanus fortbestehen, auch nach der Durchschneidung des Nerven zwischen den beiden Electroden. Durch diesen Versuch ist nachgewiesen, dass die Erregung nach der Oeffnung des Stromes von der Anode ausgeht. Pflüger hat nun diese Thatsache, dass die Erregungen nur von einer einzigen Electrode ausgehen mit dem Electrotonus in Zusammenhang gebracht; er sagt, die Nervenerregung wird hervorgebracht durch das Entstehen des Catelectrotonus und durch das Verschwinden des Anelectrotonus. Es entsteht somit Erregung bei jeder Erhöhung der Erregbarkeit des Nerven; denn die Erregbarkeit der catelectrotonisirten Stelle ist eine höhere als die normale, durch das Entstehen des Catelectrotonus wird die Erregbarkeit des Nerven erhöht. Im Anelectrotonus ist die Erregbarkeit des Nerven herabgesetzt, beim Verschwinden des Anelectrotonus wird wiederum die Erregbarkeit erhöht. Bei schwachen Strömen jedoch ruft das Entstehen des Catelectrotonus leichter eine Nervenerregung hervor als das Vergehen des Anelectrotonus. Es lässt sich somit das Zuckungsgesetz, und wir wollen uns an die von Pflüger aufgestellte Tabelle halten, sehr leicht erklären. Da bei schwachen Strömen das Entstehen des Catelectrotonus wirksamer ist, so wird bei solchen nur die Schliessungszuckung hervorgerufen, sowohl bei aufsteigenden als bei absteigenden Strömen, während die Oeffnung noch wirkungslos ist. Bei mittelstarken Strömen wird die Wirksamkeit der Oeffnung hinzutreten, und wir werden bei beiden Stromrichtungen sowohl Schliessungs- als Oeffnungszuckung haben. Bei starken Strömen mischt sich die Undurchlässigkeit der durchflossenen Strecke für die Erregungswelle ein und es wird jedes Mal die Wirkung ausbleiben, so oft die Electrode, von welcher der Reiz ausgeht, oberhalb der durchflossenen Strecke liegt. Es wird also bei absteigenden Strömen, da die Anode oberhalb liegt, die Oeffnung wirkungslos sein, oder nur schwach wirken, bei aufsteigenden, da die Cathode oberhalb liegt, wird die Schliessung unwirksam sein. v. Betzold*) hat durch zeitmessende Versuche das Gesetz bestätigt. Donders**) hat bei anderen centrifugalen Nerven bei den hemmenden Fasern des Vagus das Erregungsgesetz festgestellt. Das Zeichen für die Erregung derselben ist der Stillstand des Herzens, welcher also der Muskelzuckung beim motorischen Nerven gleichwerthig ist. Für sensible Fasern, also centripetale Fasern, hat zuerst Marianini entsprechende Versuche angestellt. Er hat durch gemischte Froschnerven die Ströme auf- oder absteigend hindurch gesendet. Bei der Schliessung absteigender Ströme beobachtete er Zuckung des zugehörigen Muskels, bei der Oeffnung Schmerz, bei aufsteigenden umgekehrt, bei der Schliessung Schmerz, bei der Oeffnung

---

*) v. Betzold, Allgem. und Centralzeitung, 1859, Nr. 25. Monatsbericht der Berliner Acad. 1860. S. 736. Untersuchungen über die electrische Erregung der Nerven und Muskeln. S. 266. Leipzig, 1861.

**) Pflüger's Arch. V. S. 1.

Zuckung; er hat also augenscheinlich mit starken Strömen experimentirt. Pflüger*) hat die in dieser Richtung vor ihm angestellten Versuche kritisch zusammengestellt; er selbst benutzte die reflectorische Erregung bei Fröschen, welche mit schwachen Dosen Strychnin vergiftet waren. Der Ischiadicus derselben wurde an einer Extremität vorsichtig aus dem Oberschenkel herauspräparirt, ohne ihn jedoch zu durchschneiden, so dass er noch mit seinem Muskel und dem Rückenmark in Verbindung war. Die Electroden waren möglichst weit vom Rückenmark entfernt. Er bestätigt die Angaben von Marianini für starke Ströme vollständig. Bei mittelstarken Strömen erregten sowohl Schliessung und Oeffnung des auf- und absteigenden Stromes Reflexzuckung. Bei schwachen Strömen jedoch war die Reaction keine ganz regelmässige; da offenbar zahlreiche, die Experimente verwickelnde Nebenumstände einwirken. Hällstén**) hat die Versuche neuerdings wiederholt; er hat grösstentheils kleine Strychnindosen angewendet. Es wurde die Reflexzuckung des einen Gastrocnemius graphisch aufgeschrieben, welche von dem Ischiadicus der anderen Seite ausgelöst wurden; die Componenten des Ischiadicus können bis auf den achten Spinalnerven durchschnitten sein. Er hat das Zuckungsgesetz bei strychninisirten Thieren vollständig geltend gefunden; bei nicht strychninisirten Thieren aber fand er fast nur Schliessungsreflexe, bei strychninisirten Thieren geben schwache Ströme (bis zu 3 Dan.) nur Schliessungszuckung, stärkere (gegen 8 Dan.) und starke Ströme (8 - 10 Dan.) geben das Zuckungsgesetz oder besser Erregungsgesetz. Die Stromstärken sind auf die Reflexgrössen von geringem Einflusse, man erhält sofort maximale Zuckungen; die Anlegung eines Querschnittes vergrössert die Erregbarkeit nicht (auf den Einfluss des Querschnittes auf die Erregbarkeit werden wir später zu sprechen kommen). Die Versuche am lebenden Thierkörper sind sehr unzuverlässig, und man kann nicht leicht sichere Schlüsse aus denselben ableiten. Biedermann***) hat an Nerven dieselben Beobachtungen gemacht, wie an Muskeln (s. Bewegungslehre). Er zeigt, dass, wenn die Cathoden- oder Anodenstelle unerregbar gemacht wird auf eine längere Strecke, indem er entweder ein längeres Stück absterben lässt oder ein längeres Stuck des Nerven durch Wärme oder Kälte oder durch chemische Wirkung in verminderte Erregbarkeit versetzt, dass die Schliessungs- bezüglich Oeffnungszuckung ausblieb, wenn die erregende Electrode an dem unerregbaren Nervenstück lag.

Der electrische Strom wirkt nicht nur während seiner Schliessung erregend, sondern auch nach derselben (Oeffnungszuckung). Er be-

*) Pflüger, Allgemeine med. Centralzeitung, 1859, Nr. 69. Disquisitiones de sensu electrico. Bonn, 1860. Untersuchungen aus dem physiol. Labor etc. S. 144. 1865.

**) K. Hällstén, Zur Kenntniss der sensiblen Nerven und der Reflexapparate des Rückenmarkes. Arch. f. Anat. u. Physiol. 1885. S. 167.

***) W. Biedermann, Ueber die durch chemische Veränderung der Nervensubstanz bewirkten Veränderungen der polaren Erregung durch den electrischen Strom. Sitzungsber. d. Wiener Acad. 3. Abth. LXXXIII. S. 289.

besitzt somit erregende Nachwirkung. Ritter (s. in diesem Falle, sowie überhaupt die ältere Literatur in du Bois-Reymond's Untersuchungen über thierische Electricität und Pflüger's Untersuchungen über Electrotonus) fand im Jahre 1798, dass, wenn der Nerv eines Muskels von einem aufsteigenden Strome lange Zeit hindurch (eine halbe bis mehrere Stunden) durchflossen war, nach dem Oeffnen des Stromes der Muskel in heftigen Tetanus verfällt, der längere Zeit anhält, jedoch durch Schliessung des Stromes sofort zum Verschwinden gebracht werden kann. Dieser Tetanus wird Ritter'scher Tetanus oder Oeffnungstetanus genannt. Nach Verschwinden dieses Tetanus bleibt noch immer erhöhte Erregbarkeit des Nerven zurück. Ist der Nerv absteigend durchflossen worden, so bleibt keine erhöhte Erregbarkeit, sondern herabgesetzte zurück. Später behauptete Volta, dass jeder Strom, seine Richtung ist gleichgiltig, wenn er anhaltend durch den Nerven geleitet wird, die Erregbarkeit des letzteren sowohl fur die Schliessung als für die Oeffnung desselben Stromes herabsetzt, dagegen für die des entgegengesetzten Stromes erhöht. Ritter jedoch ergänzte die Bemerkung Voltas, indem er aufmerksam machte, dass der Eintritt der Schliessungs- oder Oeffnungszuckung von der Stromrichtung beeinflusst wird. Rosenthal*) und Wundt**) haben diese Ritter'sche Beobachtung vollständig bestätigt. Sie stellen folgendes Gesetz auf: Die anhaltende Durchströmung eines Nerven erhöht die Erregbarkeit für die Oeffnung des gleichen und für die Schliessung des entgegengesetzten Stromes, vermindert sie jedoch für die Schliessung des gleichen und für die Oeffnung des entgegengesetzten. Pflüger***) jedoch fand bei sehr starken Strömen insofern eine Ausnahme, dass der Oeffnungstetanus durch Schliessung eines beliebig gerichteten Stromes vermindert und durch Oeffnung eines beliebig gerichteten verstärkt wird. Der Grund dieser Ausnahme ist, dass durch die Schliessung eines beliebig gerichteten Stromes fast die ganze intrapolare Strecke wieder in Anelectrotonus versetzt wird. Es wird also bei Schliessung eines Stromes der Oeffnungstetanus beseitigt werden, bei Oeffnung eines jeden Stromes aber durch den verschwindenden Anelectrotonus der intrapolaren Strecke der Oeffnungstetanus verstärkt werden.

Morat und Toussaint†) fanden, dass weder Schliessungs- noch Oeffnungstetanus einen secundären Tetanus gaben. Hering und Friedrich††) bestätigen diese Beobachtung. Hering bemerkte jedoch, dass man daraus nicht schliessen kann, dass der Schliessungs- und Oeffnungstetanus nicht discontinuirlich sei (aus einzelnen Zuckungen

---

*) Rosenthal, Monatsber. d. Berlin. Acad. 1857. S. 639. Zeitschr. f. rat. Med. (3.) IV. S. 117. 1858.

**) Wundt, Arch. f. physiol. Heilkunde. 1858. S. 367.

***) Pflüger, Arch. f. Anat. u. Physiol. 1859. S. 133.

†) Compt. rend. LXXIII. p. 834. arch. d. physiol. norm. et path. 1877. S. 156.

††) Sitzungsber. d. Wiener Acad. 3. Abth. LXXII. S. 413.

bestehend), weil die Erregungen nicht gleichzeitig in allen Fasern verläuft.

Der Winkel, welchen die Stromachse mit der Nervenachse bildet, ist von wesentlichem Einfluss auf den Erfolg der Reizung. Galvani hat über einen erregbaren Nerven einen feuchten Faden oder ein Nervenstück gelegt, durch welches der Strom geleitet worden ist, es durchsetzten somit Stromschleifen den zu erregenden Nerven. Er fand, dass der Nerv bei querer Durchleitung des Stromes nicht erregt wird. Es kann in der That leicht nachgewiesen werden, dass je spitzer der Winkel ist, den die Stromachse mit der Nervenachse macht, um so leichter der Nerv durch den Strom erregt wird. Es ist jedoch fraglich (Hermann) ob bei Galvanis Versuch genügend starke Stromschleifen die erregbaren Nerven getroffen haben. Galvani's Angaben sind von verschiedenen Forschern bestätigt worden. Fick*) bestätigt die Vermuthung du Bois-Reymond's, dass der Einfluss des Winkels zwischen Stromachse und Nervenachse seinem Cosinus entspricht. Der experimentelle Nachweis der Abhängigkeit der Erregung eines Nerven von dem Kreuzungswinkel der Stromachse mit der Nervenachse ist mit vielen Schwierigkeiten verbunden, da es sehr leicht möglich ist, dass Stromschleifen unter einem anderen Winkel, als beim Experiment gewünscht wird, in den Nerven eintreten. Das beste Verfahren ist, den Nerven in eine Flussigkeit einzulegen, in welche die Electroden eintauchen; es durchsetzen dann die Stromfäden, wenn die Nervenachse senkrecht zur Verbindungslinie der Electroden steht, beinahe parallel und senkrecht den Nerven. Tschirjew**) giebt an, dass der Nerv gleich stark erregt wird, wenn gleich starke Ströme denselben sowohl senkrecht zu seiner Achse oder parallel zu seiner Achse durchsetzen. Albrecht, Mayer und Giuffré***) haben in dieser Richtung neuerdings Versuche angestellt. Bei diesen haben Albrecht und Mayer bei Anwendung der Trognmethode die wirkliche transversale Lage des Nerven aufgefunden, bei welcher keine Erregung auch durch die allerstärksten Inductionsstrome, wie Giuffré zeigte, eintrat. Senkrecht zur Nervenachse den Nerven durchsetzende Ströme erregen denselben somit nicht.

So lange als mit electrischen Strömen experimentirt wird, ist es bekannt, dass die Länge der Strecke auf die Grösse der Erregung von Einfluss ist, und zwar erregt bei gleich starken Strömen der die längere Strecke durchfliessende stärker, wie du Bois-Reymond†) zuerst exact

---

*) A. Fick jun., Würzburger Verhandl. N. F. IX. S. 228. 1876.

**) Arch. f. Anat. u. Physiol. 1877. S. 369.

***) J. Albrecht, A. Mayer und L. Giuffré, Untersuchungen über die Erregbarkeit der Nerven und Muskeln bei Längs- und Querdurchströmnng u. s. w. Pflüger's Arch. XXI S. 462.

†) Du Bois-Reymond, Seine Untersuchung. II, 1. S. 459.

nachgewiesen hat. Später hat Willy*) und nach ihm Marcuse**) neuerdings den Einfluss der Länge der durchflossenen Nervenstrecke auf die Erregung untersucht, und der letztere die begünstigende Wirkung der Verlängerung der Reizstrecke bestätigt. Harless***) hat in der gleichen Richtung Versuche angestellt. Mit der Länge der durchflossenen Strecke nimmt auch die Intensität der hervorgerufenen electrotonischen Erscheinung bis zu einem gewissen Maximum zu.

Fick†) war der erste, welcher den Einfluss der **Stromdauer** experimentell nachwies. Er beobachtete, dass sehr kurze Schliessungen von Kettenströmen gar keine Erregung hervorrufen. Die Erregungsgrösse nahm mit der Stromdauer zu und bei einer Stromdauer von bestimmter Grösse mit der Stromstärke. Brücke††) bestätigte diese Beobachtung und zeigte, dass auch rasch vorübergehende Unterbrechung des Stromes keine erregende Wirkung zur Folge hat. Genau messende Versuche hat König†††) ausgeführt. Er fand, dass ein Strom mindestens durch 0,0015 Secunden den Nerven durchfliessen muss, um Zuckung hervorzurufen. Bei allmählich zunehmender Schlusszeit nähert sich die hervorgerufene Erregung Anfangs rascher und dann langsamer der Maximalerregung, die durch den Strom hervorgerufen werden kann. Sie wird bei einer Stromdauer von 0,017—0,018 Secunden erreicht. Er fand, dass es von wesentlichem Einfluss ist, ob der Strom während der Schlusszeit vom Anfang seine volle Stärke hatte oder dieselbe erst während der ersteren allmählich erreichte. Unter dem Einfluss einer Temperatur von 0° bedarf es einer Schlussdauer von 0,002 Secunden, bis eine Erregung hervorgerufen wird. Eine gleiche Einwirkung des Absterbens fand Neumann*†). Die Erregbarkeitsveränderungen werden schon durch die kürzeste Stromdauer hervorgerufen, jedoch hat auf die Grösse derselben die Stromdauer ebenfalls einen Einfluss. Bei schwächeren Strömen findet die Reizung nur an der Cathode statt, und beobachtete Chauveau**†), dass Inductionsströme, welche durch den menschlichen Körper fliessen, nur an der Cathode empfunden werden. Fick***†) und Lamansky*††) haben durch besondere experimentelle Untersuchungen diese Beobachtungen bestätigt. Der Grund der Erscheinung liegt darin, dass die Entstehung des Catelectrotonus leichter Erregung hervorruft als das Verschwinden des Anelectrotonus, wie wir es schon beim motorischen Nerven gesehen haben. Bei stärkeren Inductionsströmen erst erreicht der Anelectrotonus

*) Willy, Pflüger's Arch. V. S. 275.
**) Marcuse, Verhandl. d. phys.-med. Ges. in Würzburg. N. F. X. S. 158.
***) Harless, Gelehrte Anzeigen der bayr. Acad. XLIX. S. 201.
†) Fick, Sitzungsber. d. Wiener Acad. 2. Abth. XLVIII. S. 220. 1863.
††) Brücke, Sitzungsber. d. Wiener Acad. 2. Abth. LVIII.
†††) König, Sitzungsber. d. Wiener Acad. 2. Abth. LXII.
*†) E. Neumann, Arch. f. Anat. u. Physiol. 1864. S. 554.
**†) Chauveau, Journ. d. l. physiol. II. p. 490. 553.
***†) Fick, Vierteljahresschr. d. naturf. Ges. in Zürich. XI. S. 48.
*††) Lamansky, Studien d. physiol. Inst. zu Breslau. IV. S. 218. Leipzig 1868.

eine hinreichende Grösse, um bei seinem Verschwinden Erregung hervorzurufen, daher ist es wahrscheinlich, dass bei starken Inductionsströmen die Erregung nicht nur an der Cathode, sondern auch an der Anode stattfindet. Von der Stromdauer hängt auch die Art der Nachwirkung ab. Wir haben das von Wundt und Rosenthal gefundene Gesetz über die Nachwirkung electrischer Ströme, welche längere Zeit den Nerv durchflossen haben, kennen gelernt. Die Erregbarkeit des Nerven wird durch einen electrischen Strom erhöht für seine eigene Oeffnung und die Schliessung des entgegengesetzten Stromes, dagegen herabgesetzt für die Schliessung des gleichgerichteten und die Oeffnung eines entgegengesetzt gerichteten. Ist die Stromdauer jedoch nur eine kurze, so ist, wie Wundt*) fand, für den nachfolgenden, gleichgerichteten Strom die Erregbarkeit eine erhöhte. Diese Erscheinung nennt Wundt im Gegensatze zur »primären« »secundäre Modification«. Man beobachtet diese Erscheinung bei Inductionsströmen; der nachfolgende gleich starke Reiz erregt eine stärkere Zuckung als der vorangehende.

Nicht nur bei geschlossenem Stromkreise, sondern auch bei offenem Stromkreise kann der Nerv, wie du Bois-Reymond**) zuerst beobachtete, erregt werden und dadurch der Muskel des motorischen Nerven zur Zuckung veranlasst werden. Man kann dies sehr leicht beobachten, wenn die secundäre Spirale geöffnet, das eine Ende derselben mit dem Nerven in Berührung und das andere Ende zur Erde abgeleitet, oder der Nerv zur Erde abgeleitet ist; er bezeichnet diese Erregung als die Erregung durch unipolare Induction. Von zahlreichen Forschern ist die Erscheinung untersucht worden. Es beruht dieselbe augenscheinlich auf der Erregung des Nerven durch die Bewegung der Electricität des offenen Kreises während der Inductionswirkung. Es sind somit die Vorgänge bei der unipolaren Induction nicht wesentlich verschieden von denen während der Schliessung des Stromes. Grünhagen jedoch versucht die Erregung bei unipolarer Inductionswirkung von freien Spannungen an der Oberfläche der thierischen Theile abzuleiten. Die unipolare Inductionswirkung ist besonders beachtenswerth bei genauen Reizversuchen durch electrische Ströme, damit das Ausbreiten der Ströme auf Theile, in welche der Strom nicht eintreten soll, verhindert wird. Wenn z. B. an einem lebenden Thiere ein aus dem Körper ragender Nervenstumpf allein gereizt werden, jedoch kein Stromtheil in den Thierkörper selbst übertreten soll, so muss, zur Vermeidung unipolarer Wirkungen, die dem Körper am nächsten liegende Electrode zur Erde abgeleitet sein (s. Fig. 260). Das geschieht am besten, indem die Electrode mit der Gas- oder Wasserleitung des Laboratoriums in Verbindung gesetzt wird. Wenn mehrere Reize gleichzeitig oder kurze Zeit hinter einander den Nerv an verschiedenen Stellen treffen, so muss man beachten, dass von den Erregungsstellen

*) Arch. f. Anat. u. Physiol. 1859. S. 537.
**) Siehe dessen Untersuchungen. I. S. 423.

Reizwellen nach beiden Seiten auslaufen. Es ist also zu erwarten, dass zwischen beiden Reizorten die Reizwellen, welche von ihnen ausgehen, zur Interferenz kommen, wobei es denkbar ist, dass die Reizwellen einfach über einander weggehen, während Dew-Smith*) aus seinen Versuchen den Schluss ziehen will, dass sich dieselben bei ihrer Begegnung vernichten. Zwei an verschiedenen Stellen eines Nerven gleichzeitig einwirkende electrische Reize haben auch noch Einfluss aufeinander durch den durch sie erregten Electrotonus, worauf Grünhagen**) aufmerksam machte. Solche Versuche sind neuerdings wiederholt worden von v. Kries und Sewall***), ferner von Sewall†) allein, welcher fand, dass, wenn er an einer Stelle mit einem submaximalen Reize und einer anderen durch einen unwirksamen Reiz den Nerven erregte, der letztere den ersteren nur durch seinen Electrotonus modificirt. Auch in den Arbeiten von Werigo††), von Grünhagen†††) von Yeo und Herroun*†) wird betont, dass bei gleichzeitiger Reizung eines Nerven keine Interferenz der Erregung stattfindet, sondern

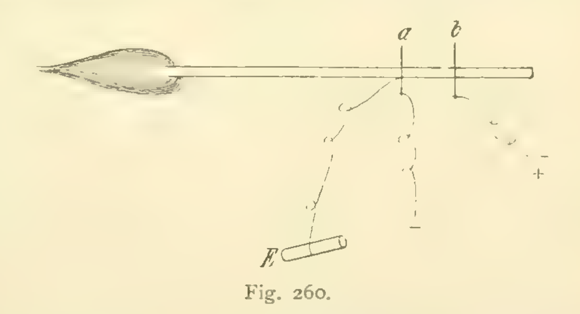


Fig. 260.

nur durch den Electrotonus die Erscheinungen bedingt werden. Es ist selbstverständlich, dass zwei eine Nervenstelle gleichzeitig treffende electrische Reize sich in ihrer Wirkung summiren (gleich gerichtete sich verstärken und entgegengesetzt gerichtete sich schwächen), auch wenn verschiedene Reize, z. B. electrische mit dem Reize durch Austrocknen oder chemischen Reizen verbunden werden, so wird die Wir-

*) Journ. of Anat. and physiol. VIII. p. 74.

**) Zeitschr. f. rat. Med. (3.) XXVI. S. 190.

***) v. Kries und H. Sewall, Ueber die Summirung untermaximaler Reize in Muskeln und Nerven. Arch. f. Anat. und Physiol. 1881. S. 66.

†) H. Sewall, On the polar effects upon nerves of weak induction currents. Journ. of physiol. III. S. 175.

††) B. Werigo, Ueber die gleichzeitige Reizung des Nerven an zwei Orten mit Inductionsschlägen. Pflüger's Arch. XXXVI S. 519.

†††) A. Grünhagen, Pflüger's Arch. XXXVI S. 518.

*†) G. F. Yeo and G. F. Herroun, The minimal interval at which the summation of two maximal stimuli occurs in a striated muscle. Journ. of physiol. VI. p. 122.

kung verstarkt. Hierbei ist zu bemerken, dass man sich vorstellen kann, dass durch das eine Reizmittel (wie es uberhaupt durch jedes geschieht) nur die Erregbarkeit des Nerven erhöht wird, so dass durch gleichzeitiges Einwirken des anderen Reizes eine stärkere Wirkung erzielt wird, oder man kann sich mit Grunhagen vorstellen, dass durch das eine eine schwache Erregung bedingt wird, welche durch die gleichzeitige Einwirkung des anderen verstärkt wird. Bisher ist nicht entschieden worden, ob man es also mit einer erhohten Erregbarkeit oder mit einer schwachen Erregung in diesem Falle zu thun hat. Folgen die Reize auf einander, so kommt die Nachwirkung der einzelnen Reize, wenn die Aufeinanderfolge eine rasche ist, zur Geltung, so dass bei rasch auf einander folgenden Reizen, da dieselben nach Wundt erhohte Erregbarkeit zurücklassen, der nachfolgende electrische Reiz eine stärkere electrische Wirkung ausübt als der vorangehende.

Thermische Einwirkungen auf die Nerven.

Dass durch Temperaturveränderungen Nerven erregt werden konnen, hat zuerst Valentin*) beobachtet. Er bemerkte, dass motorische Nerven beim Eintauchen in Wasser von 38°C. so erregt werden, dass der zugehörige Muskel zuckt, und dass diese Nervenstrecke dadurch nicht getödtet wird. Es ist hierbei jedoch zu bemerken, dass die Erregung des Nerven beim Eintauchen durch Schliessung des Ruhestromes zwischen Quer- und Längsschnitt desselben durch die Flüssigkeit bedingt sein kann (s. Electro-Physiologie).

Eckhard**) hat dies bestritten; er fand Zuckungen nur dann, wenn die Temperatur über 66 bis 68° C. stieg, oder auf — 4 bis — 6° C. sank. Er behauptete, dass nur tödtlich wirkende Temperatur die Erregung hervorruft, die Nerven sollten nicht auf Schwankungen der Temperatur reagiren. Längere Nervenstrecken rufen bei gleicher Temperatur stärkere Zuckungen hervor. Pickford***) giebt jedoch an, dass die Erregungen nur durch plötzliche Temperaturschwankungen, sowohl durch positive als auch negative hervorgerufen werden. Auch Harless†) hat zahlreiche Untersuchungen über den Einfluss der Temperatur angestellt. Ferner haben Rosenthal und Afanasieff††) den Nerven mit Oel von verschiedener Temperatur bespült. Sie fanden, dass bei Temperaturen unter 35° C. die Erregbarkeit des Nerven erhöht wird, wenn die Temperatur über 35° steigt, statt gesteigerter Erregbarkeit Erregung selbst eintritt. Bei 65° stirbt der Nerv fast augenblicklich; Temperaturen

*) Valentin. Lehrbuch der Physiol. d. Menschen. 2. Aufl. S. 69.

**) Zeitschr. f. rat. Med. (1.) X. S. 165.

***) Zeitschr. f. rat. Med. (2.) I. S. 335.

†) Zeitschr. f. rat. Med. (3.) VIII. S. 122.

††) Allgem. med. Centralzeitg. 1859. Nr. 96. Arch. f. Anat. u. Physiol. 1865. S. 691.

unter -4° C. wirken erregend. Sie fanden nach der Erregung durch nicht zu hohe Temperatur, dass die Nerven durchaus nicht getödtet sind. Aehnliche Beobachtungen hat Schelske*) und Wundt**) gemacht. Grützner***) hat den Einflussder Temperatur in anderer Weise untersucht. Er hat die Nerven an dünnwandige Messinggefässe anliegen lassen, durch deren Höhlungen Wasser von verschiedener, bekannter Temperatur hindurchströmte. Er giebt im Widerspruch mit den früheren Forschern an, dass weder Frosch- noch Warmblüternerven bei Temperaturen über 40° C. erregt werden. Sensible Nerven lösen jedoch bei solchen Temperaturen häufig Reflexe aus. Auch secretorische und gefässerweiternde Nerven, mit Ausnahme jener für die Hautgefässe, reagiren nicht.

Richardson†) sah bei lebenden Kaninchen, dass, wenn die Nerven zum Gefrieren gebracht werden, häufig Erregung der motorischen Nerven und schliesslich Leitungsunfähigkeit, nach dem Wiederaufthauen jedoch wieder Leitungsfähigkeit eintritt. Lautenbach††) beobachtete, dass zwischen Temperaturen von 20 und 57°, bei welchen die Zuckungen auftreten, die Nerven nicht getödtet werden; jedoch war das Auftreten der Zuckungen kein constantes, es scheint die Froschgattung einen besonderen Einfluss zu haben. Kuhe†††) fand, dass auch Warmblüternerven sowohl durch Kälte als durch Wärme gereizt werden können, er hat Muskelzuckungen und Reflexe beobachtet. Ferner ist ein Versuch von Weber*†) anzuführen, welcher beim Menschen an Nerven im intacten Körper angestellt worden ist. Er empfand beim Eintauchen seines Ellbogens in eiskaltes Wasser zuerst Schmerz und dann Unempfindlichkeit (Einschlafen) im peripheren Verbreitungsbezirk des N. ulnaris; die Erscheinung tritt 16 Secunden nach dem Eintauchen ein. Es ist also dadurch erwiesen, dass eine 0° naheliegende Temperatur den Nerv zuerst erregt und dann leitungsunfähig macht. Rosenthal**†) hat den Weber'schen Versuch wiederholt und behauptet, dass bei demselben die motorischen Nerven zuerst erhöhte und dann herabgesetzte Erregbarkeit zeigen. Dass die Temperatur für die Erregbarkeit des Nerven von grosser Bedeutung ist, hat zuerst Pickford gezeigt.

*) Schelske. Ueber die Veränderungen der Erregbarkeit durch die Wärme. Heidelberg. 1860.

**) Wundt, Untersuchungen zur Mechanik der Nerven. I. Erlangen, 1871.

***) P. Grützner, Arch. f. d. ges. Physiol. XVII. S. 215.

†) Med. Times and Gaz. I. p. 489, 517, 545. II. p. 57.

††) B. F. Lautenbach, The physiological action of heat. Journ. of physiol. II. p. 1.

†††) Fr. Kuhe, Ueber den Einfluss von Wärme und Kälte auf verschiedene irritable Gewebe warm- und kaltblütiger Thiere. Dissert. Bern, 1884.

*†) E. H. Weber, Wagner's Handwörterbuch d. Physiol. III, 2. S. 496, 578, Arch. f. Anat. u. Physiol. 1847. S. 342, 1849, S. 273.

**†) Referat im Centralbl. f. d. med. Wiss. 1864. S. 200.

Er fand, dass im Allgemeinen die Erregbarkeit des Nerven innerhalb gewisser Grenzen steigt und fällt. Auch Rosenthal und Mommsen machten ähnliche Beobachtungen. Sie fanden ebenfalls, dass sich mit der Erhöhung der Temperatur die Erregbarkeit steigert. Die Erhöhung der Erregbarkeit ist um so flüchtiger, je höher die Temperatur ist. Bei 50° ist keine erhöhte Erregbarkeit nachweisbar. Hat die Temperatur 50° nicht überschritten und nicht so lange eingewirkt, so kann die Unerregbarkeit aufgehoben werden, welche Erscheinung von Pickford ebenfalls beobachtet ist. Bei Temperaturen über 50° gelingt dies nicht mehr sicher. Eine Abkühlung unter 15° vermindert die Erregbarkeit. Eine rasche Abkühlung von 20° auf weniger als 10° ruft anfänglich Steigerung der Erregbarkeit hervor. Mommsen*) fand ebenfalls bei Beobachtung der galvanischen Erscheinungen, dass die Erregbarkeit der Nerven und Muskel in hohem Grade durch die Temperatur beeinflusst wird. Um bei niederer Temperatur eben erkennbare Negativschwankung hervorzurufen, bedurfte es bedeutend geringeren Rollenabstandes des Inductionsapparates als bei hoher Temperatur.

Mechanische Einwirkungen auf die Nerven.

Durch jede mechanische Beleidigung eines Nerven durch Quetschen, Zerren, Zerreissen, Zerschneiden u. s. w. wird eine Erregung hervorgerufen, welche am motorischen Nerven durch Zuckung des zugehörigen Muskels erkannt wird. Jedoch muss dieser mechanische Einfluss eine bestimmte Geschwindigkeit und Grösse besitzen. Wird z. B. ein auf den Nerven ausgeübter Druck allmählich vergrössert, so tritt, wie Fontana**) experimentell festgestellt hat, Leitungsunfähigkeit ein, ohne dass jedoch derselbe erregt worden wäre. Zederbaum***) konnte Froschnerven mit 1700 *g* auf 9 *mm* Nervenlänge comprimiren, ohne dass die Leitung aufhörte; es musste jedoch der Druck allmählich gesteigert werden, der Nerv wurde hierbei abgeplattet. Romanes†) beobachtete keine Nachwirkung an Nerven, welche in bis zu 22 Athmosphären komprimirter Luft waren. Wird eine sehr rasch vorübergehende mechanische Einwirkung auf die Nerven ausgeübt, so wird die Nervenstelle, wenn die Einwirkung eine nicht zu heftige war, durchaus nicht getödtet und es wird jedes Mal eine Erregung ausgelöst, wenn dieselbe Nervenstelle

---

*) J. Mommsen, Beitrag zur Kenntniss von den Erregbarkeitsveränderungen der Nerven durch verschiedene Einflüsse, insbesondere durch »Gifte«. I. Virchow's Archiv LXXXIII. S. 243.

**) Fontana, Beobachtungen und Versuche über die Natur der thierischen Körper. Uebersetzt von Hebenstreit. S. 141. Leipzig 1785.

***) A. Zederbaum, Nervendehnung und Nervendruck. Arch. f. Anat. u. Physiol. 1883. S. 161.

†) G. J. Romanes, Experiments with pressure on excitable tissue. Proceed. Roy. Soc. XL. p. 446.

wiederholt durch mechanische Eingriffe erregt worden ist. Heidenhain*) hat einen eigenthümlichen Apparat zum Hämmern des Nerven construirt. Er benutzt einen Wagner'schen Hammer, der nur in etwas grösseren Dimensionen ausgeführt wird als der an den Schlitteninductorien; der Hebel desselben wird über den Anker hinaus verlängert und am Ende dieser Verlängerung ein Elfenbeinhämmerchen angebracht, unter welchem ein passend ausgehöhlter Elfenbeinamboss sich befindet, in dessen Höhlung der zu erregende Nerv gebracht wird; der Amboss wird mit Hülfe einer Schraube dem Elfenbeinhammer beliebig genähert oder von demselben entfernt. Es können durch dieses Instrument sehr rasch aufeinander folgende mechanische Reizungen einer einzigen Nervenstelle ausgeführt werden, und der Muskel des Nerven, wenn derselbe ein motorischer ist, geräth in dauernde Zusammenziehung, in Tetanus. Es ist dadurch der beste Beweis geliefert, dass durch die mechanische Erregung die erregte Nervenstelle nicht abgetodtet zu werden braucht. Heidenhain hat seinen Apparat »mechanischen Tetanomotor« genannt. Langendorff**) hat die Zinken einer Stimmgabel, welche 80 Schwingungen in der Secunde ausführte, durch einen Faden mit dem Nerven verbunden. Nach dem Anschlagen wird durch Zurückziehen der Faden gespannt und der Nerv durch rhytmische Dehnung erregt, sein zugehöriger Muskel geräth in Dauercontraction, in Tetanus. Tigerstedt***) hat verschiedene Apparate angewendet, um sehr genau die Grösse des mechanischen Reizes zu bestimmen. Der erste von den angewendeten Apparaten war so eingerichtet, dass Gewichte von 0,211 bis 4,619 g von einem verschieden hochgestellten Electromagneten gehalten wurden, in einem gegebenen Momente konnten dieselben fallen gelassen werden. Dieselben fielen mit einer abgerundeten Kupferleiste auf den Nerven auf. Das Product aus Gewicht und Fallhöhe giebt die Grösse der Reizstärke; er hat den Apparat in verschiedener Weise vervollkommnet. Einen anderen Apparat hat Hällstén†) construirt. Er reizte mit dem Hebel eines Marey'schen Tambours, welcher von einem zweiten Tambour in Bewegung gesetzt wird, auf welchen eine pendelnde Kugel auffällt; er erhielt dieselben Resultate, wie die übrigen Untersucher. Nach der Ansicht Tigerstedt's geht bei seinem Fallversuch nur ein geringer Theil der Reizstärke »d. i. der geleisteten Arbeit« in Wärme über, der andere soll nach seiner Ansicht in »Reizbarkeit« übergehen. Er scheint anzu-

*) Heidenhain, Physiol. Studien. S. 129. Berlin 1856.

**) O. Langendorff, Ueber Tetanisirung von Nerven durch rhythmische Dehnung. Cbl. f. d. med. Wissensch. 1882. S. 113.

***) R. Tigerstedt, Studien über die mech. Nervenreizung. 1. Abth. Acta Soc. scient. Fennicae XI. Helsingfors 1880.

Derselbe, Zur mechanischen Nervenreizung. Beiträge zur Physiol. zu C. Ludwig's 70. Geburtstag. S. 82.

†) K. Hällstén, Zur Kenntniss der mechanischen Reizung der Nerven. Arch. f. Anat. u. Physiol. 1881. S. 90.

nehmen, dass die Bewegung des Gewichtes eine Art Schwingung der Nervenmolecule hervorruft. Bei genugend schwacher Reizstarke (Gewicht von etwa $^1/_2$ *g*, Fallhohe 1—20 *mm*) und bei nicht zu rascher Aufeinanderfolge von Reizungen (Intervall von 3 bis 5 Minuten) konnte dieselbe Nervenstelle sehr oft erregt werden. 7000—8000 *mg-mm* etwa sind ein Maximalreiz. Auch schnell einander folgende untermaximale Reizungen werden gut vertragen. Es wird bei diesen bisweilen Anfangs eine Zunahme der Zuckungen bemerkt, welche bei längeren Intervallen ausbleibt, daher auf eine Erhöhung der Erregbarkeit, welche nur kurzere Zeit andauert, durch mechanischen Einfluss geschlossen werden muss, geradeso wie sie durch Druck, Dehnung u. s. w. hervorgerufen wird. Mechanische Reize wirken stärker, wenn der Nerv gelinde Dehnung bis zu 20, 25 *g* erfahrt, bei stärkerer nehmen die Zuckungen ab. Tigerstedt hat die Nerven bei seinen Versuchen so präparirt, dass die Aeste in möglichster Länge erhalten blieben und somit der Einfluss des kunstlichen Querschnittes wegfiel. Bezuglich des Verhältnisses der Muskelarbeit zu den Reizgrössen, welche auf den Nerven wirken, bemerkt er, dass bei den mechanischen Reizungen die Muskelzuckungen anscheinend schon bei den schwachsten Reizen beginnen, in einer zur Abscisse concaven Curve ansteigen und asymptotisch ein Maximum erreichen, genau so wie es Hermann (l. c.) bei gleichmassig anwachsenden electrischen Reizen gefunden hat, während bekanntlich Fick angiebt, dass die Muskelleistung erst bei einer bestimmten Reizgrosse beginnt und bis zu einem Maximum geradlinig ansteigt. Die Arbeit des Muskels ist im Vergleiche zur Arbeit des Nervenreizes mindestens 70—100, oft auch über 300 Mal so gross; damit ist also bewiesen, dass der Nerv die Muskelarbeit nur auslöst; dagegen ist es weniger sicher, ob auch der Reiz die Arbeit des Nerven nur auslöst. Derjenige Gewichtsfall, welcher eben eine minimale Muskelzuckung auslöst, genugt schon, um eine Stimmgabel in hörbare Schwingungen zu versetzen. Es darf jedoch, wie Fontana (l. c.) schon gefunden hat, der Reiz nicht zu rasch ausgeführt werden, sonst bleiben ebenfalls beim motorischen Nerven die Muskelzuckungen aus. Fontana zeigte nämlich, dass, wenn Nerven sehr rasch mit einem äusserst scharfen Messer, welches weder quetscht noch zerrt, durchschnitten wird, der zugehörige Muskel nicht zuckt. Harless*), Haber**), Cornet und Ranke***) finden, dass durch mässigen Druck oder mässige Dehnung die Erregbarkeit vorubergehend gesteigert wird. Grünhagen†) jedoch findet dies fur den Druck nicht bestätigt. Nach Wundt††) steigern schwach mechanische Reize, welche

*) Abhandl. d. bayr. Acad. VIII. S. 581, 1858. Zeitschrift f. rat. Med. (3) IV. S. 181. 1858.

**) Arch. f. Anat. u. Physiol. 1859. S. 109.

***) J. Ranke. Die Lebensbedingungen der Nerven. S. 122. Leipzig 1868.

†) Zeitschritt. f. rat. Med. (3) XXVI. S. 190.

††) Wundt, Untersuchungen zur Mechanik der Nerven u. s. w. I. 198. Erlangen 1871.

zur Hervorrufung von Zuckungen noch nicht ausreichen, die Erregbarkeit für unmittelbar folgende ausreichende Reize. Tigerstedt (l. c.) beobachtete, dass bei maximalen Reizen die Erregbarkeit zuerst langsamer, dann schneller sinkt. Er fand, wie wir gesehen haben, dass bei untermaximalen Reizungen für kurze Zeit erhöhte Erregbarkeit zurückbleibt. Jeder starke mechanische Reiz hinterlässt eine locale Ermüdung mit verminderter Erregbarkeit und verminderter Leitungsfähigkeit der gereizten Stelle. Durch einen Wassertropfen wird die Erholung des Nerven sehr beschleunigt. Er fand ferner, dass die Erregbarkeit der verschiedenen Punkte desselben Nerven ganz genau gleich ist bei mechanischer Reizung.

Chemische Einwirkungen auf die Nerven.

Durch eine grosse Reihe von Substanzen kann die Erregbarkeit der Nerven verändert und Erregung desselben hervorgerufen werden. Es sind diese, worauf Eckhard schon aufmerksam gemacht hat, solche, welche die chemische Zusammensetzung des Nerven verändern. Die meisten Untersuchungen sind am motorischen Nerven, welcher mit seinem Muskel in Zusammenhang ist, angestellt worden, da durch den Muskel sehr leicht die Erregung des Nerven angezeigt wird. Die sensiblen Nerven sind von Eckhard schon untersucht worden, welcher bemerkte, dass von den gemischten Nervenstämmen oder hinteren Wurzeln Reflexe ausgelöst werden können. Setchenow*) hat fast alle chemischen Reize in ihrer Wirkung auf sensible Nerven untersucht und gefunden, dass nicht nur Reflexe ausgelöst werden, sondern durch die Reizung sensibler Nervenstumpfe auch fremde Reflexe gehemmt werden können. Diese deprimirende Wirkung erklärt Setschenow durch gleichzeitige Erregung einer besonderen Art von centripetalen Nerven, sogenannter Hemmungsnerven. Grützner**) und Alexander glauben jedoch die Wirkung darauf zurückführen zu können, dass keine Summation der Erregung vorliegt, da nur eine Faser nach der andern ergriffen wird. Hermann (s. sein Handbuch) bemerkt hierzu mit Recht, dass diese Annahme nicht zutreffend sei, weil bei derselben Reizung des motorischen Nerven ein kräftiger Tetanus des Muskels eintritt. Eckhard***) glaubt, dass nur dann der Nerv erregt wird, wenn er durch die chemischen Mittel getödtet wird. Dies ist jedoch nicht der Fall, weil von derselben Stelle aus wiederholt Erregung des Nerven stattfinden kann. Limbourg†) beobachtete bei chemischer Reizung auch secundären

*) Setchenow, Ueber die electrische und chemische Reizung der sensiblen Rückenmarksnerven des Frosches. Graz. 1868.

**) Pflüger's Arch. XVII. S. 250.

***) Zeitschr. f. rat. Med. (2.) I. S. 303.

†) Ph. Limbourg, Beiträge zur chemischen Nervenreizung und zur Wirkung der Salze. Pflüger's Arch. XLI. S. 303.

Tetanus (s. Electrophysiologie). Hering machte auf eine Fehlerquelle bei der gewöhnlichen Art der Prüfung der erregenden Wirkung von Losungen aufmerksam, bei welchen der zu erregende Nerv mit seinem Querschnitte in die Flüssigkeit getaucht wird; es wird hierbei der Nervenstrom selbst durch die Flüssigkeit geschlossen und es kann dadurch zu einer Schliessungszuckung kommen (s. Electrophysiologie, Zuckung ohne Metalle vom Nerven aus); diese Fehlerquelle fällt bei Gasen weg. Ueber die Wirkung von Dämpfen und Gasen hat zuerst Harless, dann Ranke und zuletzt Kühne Untersuchungen angestellt. Die Dämpfe flüchtiger Säuren wirken todtend, meist ohne Erregung. Nach Harless erregen Salpetersauredampfe. Nach Ranke steigern Essigsäuredämpfe zuerst die Erregbarkeit und dann vernichten sie dieselben. Kühne*) fand, dass gasformiger Schwefelkohlenstoff sehr häufig Nerven erregt. Die übrigen Gase und Dampfe tödten motorische Nerven ohne Erregung. Von sensiblen Nervenstümpfen werden nach seinen Untersuchungen Reflexe ausgelost; durch Ammoniak, Essigsaure, Chlorwasserstoff konnten keine Reflexe erhalten werden. Die Wirkung des Ozons ist von Harless**) studirt worden.

Schon die Veränderung des Wassergehaltes veranlasst bedeutende Veranderungen in der Erregbarkeit des Nerven und sie können sogar zur Erregung derselben führen. Der Nerv gerät durch einfaches Vertrocknen schon in Erregung; es treten zuerst vereinzelte Zuckungen in unregelmässigen Zwischenräumen auf, die zahlreicher werden und schliesslich in Tetanus übergehen. Je länger die vertrocknende Nervenstrecke ist, um so kräftiger ist die Erregung, nach Harless***). Bevor die Erregung selbst eintritt, ist die Erregbarkeit erhöht. Nach Birkner†) beträgt der Wasserverlust, nach welchem Erregung eintritt, ca. 4 bis 8 pCt. des Nervengewichtes. Bei dem Verluste von nahezu 40 pCt. verschwindet die Erregbarkeit nahezu ganz, nach Ranke schon beim Verlust von 8—19 pCt. Wird der durch Eintrocknen unerregbar gewordene Nerv befeuchtet, so kann er nach Kölliker††) seine Erregbarkeit wieder gewinnen. Die Nerven quellen im Wasser, wobei ihre Erregbarkeit zuerst nach Ranke erhöht wird, später aber, wie Kölliker und Birkner gefunden haben, vollständig verloren geht. Dieselbe kann jedoch nach Kölliker durch Wasserentziehung wieder hergestellt werden.

Durch Kali- oder Natronlauge oder durch Kalium- oder Natrium-

*) W. Kühne, Nach Versuchen mit C. Jani. Ueber chemische Reizungen. Untersuchungen d. physiol. Instit. Heidelberg IV. S. 266.

**) Abhandl. d. bayr. Acad. VIII. S. 565.

***) Abhandl. d. bayr. Acad. VIII. S. 367. S. 721 Zeitschr. f. rat. Med. (3.) VII. S. 219.

†) Birkner, Das Wasser der Nerven in physiol. und patholog. Beziehung. Augsburg 1858.

††) Würzburger Verhandl. VII. S. 145.

carbonatlösung wird, wie schon Humboldt*) wusste, der Nerv sehr stark erregt. Nach Eckhard wirkt noch eine Lösung, welche 1,8 pCt. caustisches Alkali enthält, sicher erregend. Kühne giebt 0,1 pCt. als untere Grenze an. Ueber die Wirkung des Ammoniaks ist wiederholt gestritten worden. Humboldt fand das Ammoniak erregend. Eckhard und Kühne sahen keine Wirkung beim Eintauchen des Nerven in starke Ammoniaklösung. Funke**) dagegen, ferner Wundt und Schelske***) fanden schwach erregende Wirkung. Abeking†) findet das Ammoniak ebenfalls nicht erregend. Harless sowie Ranke finden, dass die Erregbarkeit durch Ammoniak zuerst erhöht und dann vollständig vernichtet wird. Humboldt fand, dass die Säuren nur zerstörende Wirkung üben, ohne zu erregen. Eckhard jedoch beobachtete, dass die Mineralsäuren und zwar Lösungen der Salpeter- und Salzsäure oberhalb 20 pCt., Schwefelsäure jedoch erst über 60 pCt. stark erregen. Phosphorsäure erregt nicht Kühne machte dieselbe Beobachtung. Chromsäure wirkt nach Wundt und Schelske, sowie nach Kühne in Lösungen bis zu 5 pCt. herab, erregend Essigsäure, Weinsäure, Milchsäure wirken nur in grösserer Concentration, Oxalsäure nach Kühne gar nicht, auch Gerbsäure nicht. Die neutralen Alkalisalze wirken in stärker concentrirten Lösungen erregend und schliesslich rufen sie das Absterben der Nerven hervor. Genauer untersucht ist die Wirkung der Kochsalzlösung. Kölliker fand, dass die wirksame Concentration 20—30 pCt. ist. Die Erregung beginnt erst längere Zeit nach dem Einlegen; es treten zuerst vereinzelte schwache Zuckungen, dann häufigere und schliesslich tritt Tetanus auf, welcher durch eine Viertel- bis zu einer Stunde hindurch anhalten kann. Nach Eckhard kann der Salztetanus durch Eintauchen in destillirtes Wasser wieder beseitigt und durch Salzlösung wieder hervorgerufen werden u. s. w. Nach Eckhard und Ordenstein soll nach Aufhören des Tetanus der Nerv todt sein. Kölliker und Schiff konnten ihn durch verdünnte Salzlösungen wieder erregbar machen. Subotin sah, dass die Nerven nach dem Einlegen in Salzlösungen vor dem Eintreten der Muskelzuckungen erregbarer werden und es beschränkt sich diese Erscheinung nicht blos auf die eingetauchte Stelle, sondern auf den ganzen Nerven, ja sogar bis auf den Muskel. Es ist dies eine sehr wichtige Beobachtung, da wir sehen, dass nicht nur durch den electrischen Strom, sondern auch durch chemische Mittel durch Einwirkung auf eine einzelne Stelle Veränderungen im ganzen Nerven hervorgerufen werden. Man hat die Wirkung der Salzlösungen nach Eckhard auf

*) A. v. Humboldt, Versuche über die gereizte Muskel- und Nervenfaser II. S. 171 ff. Posen und Berlin 1797.

**) Bericht d. sächs. Acad. 1859 S. 257. Pflüger's Arch. IX. S. 417.

***) Heidelberger Verhandl. S. 245. 1859. Arch. f. Anat. und Physiol. 1860. S. 263.

†) Jenaische Zeitschr. f. Med. u. Naturwiss. II. S. 256.

Wasserentziehung durch dieselben zurückzuführen gesucht und man hat die Concentration bestimmt, bei welcher eine Wasserentziehung durch die Salzlösungen nicht stattfindet. Kölliker findet als solche die der ½ procentigen Kochsalzlösung, welche seither als physiologische Kochsalzlösung sehr ausgebreitete Anwendung fand. Harless giebt für die Salzlösung ein specifisches Gewicht von 1002,54 an. Hermann (s. sein Handbuch) bemerkt mit Recht, dass bei sehr verdünnten Salzlösungen die Wirkung nicht blos auf Wasserentziehung zurückzuführen sei. Eckhard fand, dass von den Salzen der schweren Metalle nur das Silbernitrat erregt. Kühne machte dieselbe Beobachtung (s. die früher citirten Arbeiten von Wundt und Schelske, Eulenburg). Ehrenhaus*) fand, dass weder Kupfer- noch Eisenoxydulsulphat noch Quecksilberchlorid den Nerven erregen. Die beiden Bleiacetate erregen nur in concentrirteren Lösungen. Dagegen erregt Eisenchlorid bis zu 20 bis 30 pCt. herab, Zinksulphat bis 3—5 pCt, Quecksilberoxydulnitrat erregt noch in sehr verdünnten Lösungen. Von organischen Substanzen wirken Harnstoff, Zucker, Glycerin nur in concentrirteren Lösungen, wie Kochsalz, erregend; die Wirkung der Harnstofflösungen werden auch nur auf die wasserentziehende Kraft desselben zurückgeführt. Alkohol hat, wie Fontana, Humboldt, Eckhard und Kühne gefunden haben, erregende Wirkung. Mommsen**) sah, dass derselbe die Erregbarkeit der motorischen Nerven nach längerem oder kürzerem Stadium der Erregung bis zum völligen Verschwinden herabsetzt. Diese Aufhebung der Erregbarkeit ist eine vorübergehende Erscheinung, die Erregbarkeit stellt sich nach Entfernung der giftigen Substanz mehr oder minder rasch und mehr oder minder vollständig wieder her. Dasselbe gilt auch für Aether und Chloroform. Bei Aether sah Eckhard und Kühne in seltenen Fällen Zuckungen, ebenso Kühne beim Chloroform. Der Verlust der Erregbarkeit ist von Humboldt beim Aether und Chloroform beobachtet worden. Auffallend war, dass Mommsen beim Alkohol an ein und demselben Querschnitte die electromotorische Kraft sich stark verringern und nach Entfernen des Alkohols wieder bis zu ihrer ursprünglichen Grösse an demselben Querschnitte steigern sah, während dies beim Aether und Chloroform nicht der Fall ist. Durch Alkohol kann die Negativschwankung zum Verschwinden gebracht werden und nach dem Auswaschen des Alkohols wird dieselbe wieder sichtbar. Das Atropin setzt nach Mommsen die Erregbarkeit aller Theile des peripheren motorischen Apparates herab bis auf 0, bei genügender Stärke und Dauer der Einwirkung, ohne dass ein Stadium erhöhter Erregbarkeit vorangeht. Man muss annehmen, da der Ruhestrom nicht geschwächt ist (nach Anlegung eines neuen Querschnittes beobachtet),

*) Allgem. med. Centralzeitung 1860 Nr. 66.

**) J. Mommsen, Beitrag zur Kenntniss von den Erregbarkeitsveränderungen der Nerven durch verschiedene Einflüsse, insbesondere durch Gifte. I. Virchow's Arch. LXXXIII. S. 243.

die Negativschwankung jedoch verschwindet, dass die Uebertragung der Erregung von Nervenzelle auf Nervenzelle, also die Nervenleitung durch Atropin geschadigt wird. Creosot und Carbolsäure wirken nach Eckhard und Kühne erregend. Galle und gallensaure Salze sind nach Kühne und Albers ebenfalls erregende Substanzen. Schwefelkohlenstoff und ätherische Oele tödten ohne zu erregen.

Die Erregbarkeit der Nerven.

Für die Erregbarkeit des Nerven besitzen wir kein absolut genaues Mass. Wir können nur die Erregbarkeit, z. B. verschiedener Stellen derselben Nerven oder verschiedener Nerven mit einander vergleichen, indem wir entweder die Grösse des Reizes ausmitteln, welche eine eben erkennbare Erregung des Nerven hervorruft; da entspricht die grössere Erregbarkeit dem kleineren Reiz oder es werden an den zu vergleichenden Stellen gleich grosse Reize einwirken gelassen, dann entspricht der grösseren Erregbarkeit die grossere Wirkung. Rosenthal*) zeigte, dass eine geringere Stromschwankung nothwendig ist, um den Muskel indirect, also vom Nerven aus zur Contraction zu bringen, als wenn derselbe direct erregt wird. Es bietet der Nerv also einen günstigeren Angriffspunkt zur Erregung für den electrischen Strom als der Muskel dieses Nerven. Verschiedene Stellen desselben Nerven sind verschieden leicht erregbar.

Budge**) machte die Beobachtung, dass, um vom Ischiadicus aus durch Wechselströme den Tetanus des Gastrocnemius hervorzurufen, um so stärkere Ströme nothwendig sind, je näher die gereizte Nervenstelle sich dem Muskel befindet, Pfluger***) bestätigt diese Beobachtung, sodass derselbe Reiz von der höher gelegenen Nervenstelle eine stärkere Contraction unter Umständen auslöst, als von der tiefer gelegenen. Pflüger folgert aus dieser Thatsache, dass die Erregung bei ihrem Verlaufe durch den Nerven lawinenartig anschwelle. Heidenhain†) zeigte jedoch, dass der Grund dieser Erscheinung in der Einwirkung des Querschnittes zu suchen ist; Budge und Pflüger haben nämlich an ausgeschnittenen Nerven ihre Untersuchungen angestellt. Man kann auch die dem Muskel nahe Nervenstelle so empfindlich machen, wie die entfernteren, wenn man weiter unten einen Querschnitt anlegt. Blix††) zeigte ebenfalls, bei unipolarer Reizung die Wirkung des Querschnittes. Rosenthal schrieb die Einwirkung des Querschnittes dem

*) Moleschott's Untersuch. III. S. 185.

**) Froriep's Tagesber. Nr. 445, S. 329. Nr. 509, S. 348. 1852. Arch. f pathol. Anat. XVIII. S. 457.

***) Untersuchungen über die Physiol. d. Electrotonus. S. 140, Berlin 1859.

†) Allgem. med. Centralzeitung. 1859, Nr. 10, 16; Studien des physiol. Instit. zu Breslau, I., S. 1, Leipzig 1861.

††) M. Blix, Die Nervensection und die electrischen Reize. Scandinavisch. Arch. f. Physiol. I. S. 168.

Einflusse desselben auf das Absterben des Nerven zu, da die Erregbarkeit des ausgeschnittenen Nerven beim Absterben zuerst erhöht wird. Heidenhain zeigte jedoch, dass in jedem Stadium des Ueberlebens, also auch in jenem, in welchem schon die Erregbarkeit gesunken ist, durch den Querschnitt dieselbe wieder erhöht wird, wodurch Rosenthal's Erklarung widerlegt ist, da, wenn der Querschnitt das Absterben beschleunigt, die Erregbarkeit ja in diesem Stadium herabgesetzt werden müsste. Pfluger (l. c.) erörterte zuerst die Möglichkeit, die Erscheinung daraus zu erklären, dass der Nervenstrom sich im Nerven selbst abgleiche, da Theile des Nerven Nebenschliessungen zwischen Quer- und Langsschnitt bilden. Da der Nervenstrom absteigend, vom Querschnitte in dem Nerven gerichtet ist, so würde dieser oberste Theil des Nerven im Catelectrotonus sich befinden und daher erhöhte Erregbarkeit zeigen. Pfluger selbst hat diese Erklarung verworfen, Hermann jedoch (s. dessen Handbuch, II, 1. S. 117) erklart sie für genügend, um die Thatsache zu erklären. Um die Wirkung des Querschnittes zu vermeiden. untersuchte Heidenhain die Erregbarkeit des undurchschnittenen Nerven, und er fand sie auch an verschiedenen Orten verschieden. Vom Muskel ab sinkt sie und steigt noch vor Abgang der grossen Oberschenkeläste, erreicht oberhalb derselben ein Maximum und sinkt wiederum etwas näher dem Rückenmark. Die Astabgänge wirken durch ihre Querschnitte ebenso wie der Querschnitt des Nerven selbst; Grützner und Moschner*) erklären dies in ähnlicher Weise. Hermann vermuthet nach diesen Beobachtungen, dass bei vollständig intactem Nerv, wenn dessen Aeste bei der Präparation nicht durchschnitten worden waren u. s. w., in seinem Verlaufe überhaupt die Erregbarkeit an allen Theilen gleich wäre. In der That hat Tigerstedt (l. c.), wie wir früher gesehen haben, bei mechanischer Reizung die Erregbarkeit des Nerven an allen Stellen gleich gefunden. Nichts destoweniger findet man bei verschiedenen Methoden dennoch Unterschiede. So beobachtet man nach Helmholtz, Hermann, v. Fleischl (s. Hermann's Handbuch, II. S. 118), dass absteigende Ströme leichter die oberen Theile des Nerven, aufsteigende leichter die unteren erregen. Clara Halperson**) findet ebenfalls die Erregbarkeit für electrische Ströme sowohl bei sensiblen als motorischen Nerven an den oberen Abschnitten grosser als in den unteren. Auch für andere nicht blos electrische Reize findet Grützner***) und Efron†) einen Unterschied in der Reizbarkeit der verschiedenen

*) Grutzner und P. Moschner, Ueber die mechanische Reizung der Nerven. Breslauer ärztl. Zeitschr. 1881. Nr. 11.

**) Clara Halperson, Beiträge zur electrischen Erregbarkeit der Nervenfasern. Diss. Bern, 1884.

***) P. Grützner, Ueber Erregungsvorgänge im Nerven. Breslauer ärztl Zeitschr. 1885. Nr. 12.

†) J. Efron, Beitrage zur allgem. Nervenphysiologie, Pflüger's Arch. XXXVI. S. 467.

Nervenstrecken desselben Nerven. Es ist ein Unterschied bei der Einwirkung verschiedener Mittel, z. B. verschiedener Alkohole, des Glycerins, ferner bei thermischer und mechanischer Einwirkung zwischen den oberen und unteren Abschnitten des Nerven. Die sensiblen Nerven leiden in Bezug auf Leitungsvermögen mehr als die motorischen, und die motorischen verlieren früher ihre Erregbarkeit als das Leitungsvermögen, woraus der Schluss gezogen wird, dass Erregbarkeit und Leitungsfähigkeit verschieden sind. Bekannt ist die Verschiedenheit der Erregbarkeit der Froschnerven, je nach der Jahreszeit, in welcher die Thiere gefangen wurden, worauf schon Harless aufmerksam gemacht hat. Mislawsky*) suchte, mit untermaxilaren Reizen, festzustellen, ob die Ursache der Schwankungen der Erregbarkeit physikalischer oder physiologischer Art sind. Er kommt zum Schlusse, dass die Schwankungen des Effectes der electrischen Reize des Nerven als Ausdruck von physiologischen Schwankungen der Reizbarkeit des Präparates anzusehen sind. Zum Schlusse ist das sogenannte Ritter-Rollett'sche Phänomen noch zu erwähnen. Ritter hat zuerst die Beobachtung gemacht, dass bei schwächerer Reizung des Froschischiadicus zuerst die Fussbeuger sich stark contrahiren und bei stärkeren Reizen erst die Strecker sich stärker contrahiren und schliesslich das Uebergewicht bekommen. Rollett hat die Beobachtung bestätigt und die dagegen geltend gemachten Zweifel beseitigt. Er suchte den Grund dieser Erscheinung in den Nervenfasern oder wahrscheinlicher in deren Endigungen in den Muskeln (s. die ältere Literatur in Hermann's Handbuch, I., 1, S. 112).

Grützner**) jedoch zeigt, dass die Ursachen in den Muskeln selbst zu suchen sind. Man erhält dieselbe Erscheinung auch bei directer Reizung der Muskeln und er unterscheidet die Muskeln in rothe und in weisse Muskeln, welche sich verschieden gegen verschiedene Reize u. s. w. verhalten. Nach ihm kann man die Erscheinungen nicht nur beim Ischiadicus, sondern auch bei der Reizung anderer Körpernerven, nachweisen. Ausser den beiden Arbeiten von Grützner sind noch eine Reihe anderer neuerer Arbeiten über denselben Gegenstand erschienen***). Die sensiblen Nerven haben Rutherford und

*) N. Mislawsky, Die Reizbarkeit des Nervmuskelpräparates. Arbeiten der Gesellschaft der Naturforscher bei der Kasaner Universität. XII. Heft 6 Russisch. Jahresber. über die Fortschritte der Anat. u. Physiol. XIII. S. 7.

**) P. Grützner, Ueber physiol. Verschiedenheiten d. Skeletmuskeln. Breslauer ärztl. Zeitschr. 1883. Nr. 18. Derselbe, Zur Physiol. u. Histologie der Skeletmuskeln. Ebendaselbst Nr. 24.

***) B. Luchsinger, Zur verschiedenen Erregbarkeit functionell verschiedener Nervenmuskelapparate, Pflüger's Arch. XXVIII. S. 60.

A. Fick, Zur verschiedenen Erregbarkeit functionell verschiedener Nervenmuskelpräparate. Pflüger's Arch. XXX. S. 596.

W. Biedermann, Ueber die Innervation der Krebsscheere. Sitzungsber. d. Wiener Acad. 3 Abth. XCV. S. 7.

Haellstén*) auf ihre Erregbarkeit untersucht und fanden am undurchschnittenen Nerven, dass die reflectorischen Erregungen, um so stärker sind, je näher am Centrum gereizt wird. Hermann machte hierbei aufmerksam, dass bei der Deutung dieses Versuches zu berücksichtigen ist, dass die Zahl der getroffenen sensiblen Fasern eine um so grössere ist, je näher der Nerv am Centrum erregt wird.

B. Die Nervenleitung.

Gelegentlich der Besprechung der Functionen der Nerven im Allgemeinen haben wir erwähnt, dass ihre physiologische Leistung in der Leitung der Erregung vom Erregungsorgan zum Empfangsorgan besteht. Ebensowenig wie der Leitungsdraht des Telegraphens an irgend einer Stelle seiner ganzen Ausdehnung unterbrochen sein darf, ebensowenig darf der Nerv in seiner Continuitat getrennt sein, wenn nicht die Leitung unterbrochen werden sollte. Es genügt nicht, die Enden des Nerven nach der Durchschneidung aneinander zu legen, sobald der Nerv durchschnitten ist, ist auch die Leitung an dieser Stelle unterbrochen; es genügt nicht der blosse Contact an den durchschnittenen Enden, es muss der continuirliche, anatomische Zusammenhang im ganzen Nerven bestehen. Wir haben auch schon erwähnt (s. S. 658), dass die verschiedenen Leistungen der Nervenfasern nicht auf einer Verschiedenheit dieser selbst, sondern auf die Verschiedenheit der Endapparate zurückzuführen ist, welche mit den Nervenfasern in Verbindung sind. Es kann also durch eine bestimmte Nervenfaser nur der mit ihr in Verbindung stehende Leistungsapparat erregt werden; die Erregung ein und derselben Nervenfaser hat daher immer nur dieselbe Leistung, nämlich die des mit ihr verbundenen Apparates zur Folge. Wenn eine Sehnervenfaser erregt wird, so ist stets eine bestimmte Lichtempfindung, welche dieser Faser entspricht, die Folge, ob die Reizung auf naturlichem Wege oder durch ein kunstliches Erregungsmittel, z. B. durch ein mechanisches zu Stande gekommen ist. Bei den Sinnesnerven wird diese Erscheinung als ›specifische Energie‹ bezeichnet.

Derselbe, Ueber die Innervation der Krebsscheere. Sitzungsber. d. Wiener Acad. 3. Abth. XCVII. S. 49.

N. Wedensky, nach Versuchen von N. K. Kehler. Ueber die Ursachen des Ritter-Rollett'schen Phänomens am Fusse des Frosches. Cbl. f. Physiol. S. 256 u. 269.

H. P. Bowditch, (Nach Versuchen von F. H. Hooper, F. W. Ellis und J. W. Perkins) The action of sulphuric ether on the peripheral nervous system. Americ. journ. of med. scienc. 1887. April.

F. H. Hooper, The anatomy and physiology of the recurrent laryngeal nerves. New-York med. Journ. 1887, Juli, August; derselbe: Effects of varying rates of stimulation on the action of the recurrent laryngeal nerves. Ebendaselbst 1887. 26. November.

*) Journ. of anat. and physiol. V. pag. 329. Arch. f. Anat. und Physiol. 1876. S. 242.

Ferner wurde erwähnt (s. S. 673), dass der Nerv sich die Eigenschaft einer jeden lebenden Zelle bewahrt hat, die Fähigkeit durch Reize in Erregung versetzt zu werden. Es kann also seine Leistung nicht nur von seinem natürlichen Erregungsorgan aus hervorgerufen werden, sondern auch durch die Reizung irgend einer beliebigen Stelle des Nerven selbst, wie wir wiederholt bei Besprechung der Erregung des Nerven angeführt haben. Diese Thatsache spricht gegen die alte Vorstellung, dass irgend ein Stoff sich im Nerven bewegt; man kann sich schwer vorstellen, dass durch die verschiedenen künstlichen Erregungen ein Stoff, der sich in den Nerven ergiesst, erzeugt werde, wie Hermann ganz richtig bemerkt. Wir müssen uns vorstellen, dass eine Veränderung, welche wir als Erregung bezeichnen, im Nerven sich fortpflanzt.

Gesetz der isolirten Leitung der Nerven. Wir wissen, dass haufig die als anatomische Individuen bezeichneten Nerven Nervenfasern von verschiedener Leistungsart enthalten; wenn die eine Nervenart in Thätigkeit ist, also in Erregung sich befindet, so zeigt die andere, mit derselben vereinigte, keine Spur von Erregung. Es wird also der Erregungsvorgang in den einzelnen Nervenfasern nicht von den Nachbarn gestört, die Erregungsleitung findet nur in der Längenrichtung statt und nicht in der Querrichtung. Es giebt keine Querleitung, wie sie ursprünglich Volkmann angenommen hatte. Wird ein Nerv partiell durchschnitten, dann können gerade nur diejenigen Organe, deren Nerv durchschnitten worden ist, nicht erregt werden; auch wenn alle übrigen Fasern in Thätigkeit sind, bleiben diese Organe der durchschnittenen Fasern in Ruhe. Wenn einzelne Fasern eines gemischten Nerven erregt werden, so zucken nur die zugehörigen Muskeln, während die übrigen in Ruhe sind. Das Gesetz der isolirten Leitung hat scheinbar eine Ausnahme, die Erscheinung der paradoxen Zuckung (s. S. 629). Wir haben nämlich gesehen, dass der Nervus Ischiadicus des Frosches in einen Tibial- und Peronialast zerfällt. Hat man den Ischiadicus am Becken durchschnitten und reizt den centralen Stumpf des durchschnittenen Peronialastes, so geräth auch der vom Tibialast versehene Gastrocnemius in Contraction. Es musste also die Erregung sich in dem Peronialast nach aufwärts, und, da dieser mit dem Tibialaste nicht mehr in directem anatomischen Connexe steht, durch die Nervenscheide auf den Tibialast fortgepflanzt haben, also durch die sogenannte Querleitung. Wir haben jedoch angeführt, dass die Erscheinung auf die electrotonischen Ströme zurückzuführen ist, welche durch die Inductionsströme in den Peronialästen hervorgerufen werden; nicht die Nervenerregung geht durch die Nervenscheide, sondern die durch die electrotonische Veränderung hervorgerufenen electrischen Ströme. Die Erregung pflanzt sich nur im Achsencylinder fort und kann also, wie wir gesehen haben, nicht von diesem durch die Nervenscheide hindurch auf einen benachbarten Nerven übergreifen.

Gesetz des doppelsinnigen Leitungsvermögens der Nerven. Die Geschichte der Forschung über diesen Gegenstand wollen wir hier nicht ausführlich erörtern*). Wir haben schon erwähnt, dass es centripetalleitende und centrifugalleitende Nervenbahnen giebt, dass die centripetalen Bahnen ihren Erregungsapparat an der Peripherie und den Empfangsapparat im Centrum, und umgekehrt die centrifugalen den Erregungsapparat im Centrum und den Empfangsapparat an der Peripherie haben. Da also die centripetalleitenden stets nur an der Peripherie erregt werden, so fliesst die Erregung in denselben immer centralwärts, worauf ihr Name schon hindeutet, und umgekehrt werden die centrifugalen Fasern stets nur im Centrum erregt, und es fliesst die Erregung stets nur centrifugal; während der naturlichen Thätigkeit also leiten sämmtliche Nervenarten immer nur nach einer Seite. Es wirft sich von selbst die Frage auf, ob diese Erscheinung lediglich ihren Grund nur darin hat, dass immer nur von einem Ende des Nerven die Erregung ausgeht oder ob überhaupt die Nerven nur in dieser einen Richtung die Erregung leiten konnen und nicht im Stande sind, die Erregung in der anderen Richtung ebenso fortzupflanzen. Die Frage ist indirect vollständig exact von du Bois-Reymond (l. c.) entschieden worden, indem er gezeigt hat, dass die negativen Schwankungen, welche die Erregung begleiten, an beiden Enden des durchschnittenen Nerven auftreten. Man hat jedoch vorher schon versucht, auf directe Weise die Frage zu entscheiden. Unter den älteren Forschern ist besonders hervorzuheben Bidder**). Er hat den centralen Stumpf des sensiblen R. lingualis trigemini mit dem peripheren des Hypoglossus verheilen lassen. Die Verheilung war in der That eingetreten, aber es hatten sich in der Narbe nur die motorischen Fasern mit motorischen und die sensiblen mit sensiblen verbunden. Gluge und Thiernesse***) hatten den Versuch wiederholt und erhielten dieselben Resultate; nur bei einem Versuche, den sie nicht für tadelfrei hielten, beobachteten sie bei Reizung des Lingualistheiles des widernatürlichen Nerven Zungenbewegungen. Philipaux und Vulpian†) beobachteten jedoch in vielfachen Versuchen, in welchen sie die Vereinigung des peripheren Hypoglossusendes mit dem centralen Lingualisende bewerkstelligten, Bewegungen auf Reizung des sensiblen Nerventheiles und Schmerzäusserung auf Reizung des motorischen Nerventheiles. Durch diese Beobachtung scheint das doppelsinnige Leitungsvermögen direct erwiesen zu sein. Durch eine Reihe von Nachuntersuchungen ist dieses Resultat bestätigt worden. Vulpian††) selbst jedoch hat die Beweis-

*) Siehe du Bois-Reymond's Untersuchungen über thierische Electricität. II. Ferner in Hermann's Handbuch der Physiologie. II. 1. S. 10ff.

**) Arch. f. Anat. u. Physiol. 1842. S. 102.

***) Journ. d. l. physiolog. II. p. 686.

†) Unter anderen im Journ. d. l. physiolog. VI. p. 421.

††) Arch. d. physiol. norm. et pathol. 1873. p. 597.

kraft des Versuches, wie er ihn selbst ausgeführt hat, erschüttert. Er beobachtete nämlich, dass der Lingualis, ohne mit dem Hypoglossus nach dessen Durchschneidung vereinigt zu sein, motorische Wirkungen bei sehr starker Reizung äusserte, die er den beigemischten Chordafasern verdankt, so dass also bei dem Bidder'schen Versuche wahrscheinlicher Weise die Chordafasern es sind, welche sich mit den Hypoglossusfasern beim Verheilen verbinden. In der That konnte bei dem Bidder'schen Versuche, nachdem nachträglich die Chordafasern durchschnitten worden waren, keine motorische Wirkung erzielt werden. Es vereinigen sich also bei diesem Versuche immer nur centrifugale mit centrifugalen Fasern, nnd damit ist die Beweiskraft des Versuches für die doppelsinnige Leitung beseitigt. Es ist aber von Philipaux und Vulpian ausserdem noch beobachtet worden, dass bei Reizung des Hypoglossus Schmerzäusserungen stattgefunden haben. Aber auch diese Erscheinung lässt sich durch die sogenannte Sensibilité récurrente erklären; mit dem Hypoglossus laufen sensible Fasern, die mit ihm peripherwärts ziehen und sich schliesslich einem sensiblen Nerven zugesellen. Einen anderen Versuch zum Beweise des doppelsinnigen Leitungsvermögens hat Bert*) im Jahre 1863 ausgeführt. Er hat bei Ratten den Schwanz gegen den Rücken umgebogen und in diesen die Schwanzspitze inplantirt; nachdem die Verheilung eingetreten war, wurde der Schwanz an seiner Wurzel durchschnitten. Der transplantirte Schwanz, der durch die Spitze mit dem Körper in Verbindung war, war sensibel und da in der kurzen Zeit eine Neubildung der Nervenfasern nicht stattgefunden haben kann, so muss die sensible Erregung jetzt in entgegengesetzter Richtung zum Centrum geleitet werden. Bei diesem Versuche hat man es jedoch nicht mit einem einfachen Nerven zu thun; die Verhältnisse sind zu complicirt, um den erwähnten Schluss aus denselben sofort ableiten zu können. Marcacci**) hat den centralen Stumpf einer motorischen Wurzel mit dem peripheren Theil einer sensiblen Spinalwurzel des Hundes vereinigt, nach 60 Tagen war die Verheilung eine vollständige. Wurde das sensible Stück mechanisch oder auch electrisch gereizt, so folgt stets lebhafte Schmerzäusserung; es muss also durch den motorischen Stumpf gegen die physiologische Richtung der Fortpflanzung der Erregung die sensible Erregung in das Rückenmark gedrungen sein; es muss also ein doppelsinniges Leitungsvermögen angenommen werden. Durch Versuche, welche Kühne***) angestellt hat, wird ebenfalls das doppelsinnige Leitungsvermögen der Nerven sehr wahrscheinlich gemacht. Im Froschsartorius verzweigen sich die intramusculären Nervenäste von der Mitte

*) Journ. d. l'anat. et d. l. physiol. 1864. p. 82.

**) A. Marcacci, Transmissione di senso attraverso conduttori di moto. Sensible Leitung in motorischen Nerven. Proc. verbale della Soc. Toscana di Scienze naturali. 1889.

***) Arch. f. Anat. u. Physiol. 1859. S. 595.

aus gegen beide Enden. Wenn er das eine Ende des Froschsartorius in auf 40° erwärmtes Oel taucht, so wird der eingetauchte Muskel starr, die in demselben enthaltenen Nervenfasern sind bei dieser Temperatur noch nicht getödtet. Wenn er nun, vom Ende des erstarrten Muskeltheiles angefangen, Scheerenschnitte durch diese starren Theile führte, so erhielt er, während er noch im erstarrten Theile sich befand, Zuckungen in dem noch nicht erstarrten Muskelantheil. Das Zustandekommen derselben erklärt Kühne dadurch, dass er sagt, dass bei dem Versuche im erstarrten Theile noch lebende Nervenfasern durchschnitten und dadurch mechanisch gereizt worden sind, dass sich die Erregung in diesen centrifugalen Nerven centripetalwärts nach aufwärts fortgepflanzt hat und dort auf Aeste übertragen worden ist, welche noch nicht erstarrte Muskelantheile inerviren. Er hat diesen Versuch noch in anderer Weise modificirt. Er theilte das eine Ende des Sartorius durch einen der Länge nach geführten Scheerenschnitt in 2 Theile. Wenn er nun den einen Zipfel reizt, so findet auch ein Mitzucken der Fasern der anderen Muskelhälfte statt. Die Erklärung dieses Versuches ist die gleiche, wie die des vorhergehenden. Er*) hat die Versuche nicht nur am Sartorius des Frosches, sondern auch am Brusthautmuskel und Gracilis desselben ausgeführt und schliesst, dass die Versuche zu dem Dilemma führen, dass sich entweder die Fibrillen des Achsencylinders (s. d. histolog. Theil) selbst gabeln oder dass die Fibrillen selbst kein isolirtes Leitungsvermögen besitzen. Er bemerkt, dass von den Muskelfasern selbst auf den Nerven nie eine Erregung übertragen werden kann. Babuchin**) hat einen ganz ähnlichen Versuch an der kolossalen electrischen Faser des Zitterwelses angestellt. Wenn er das hintere Ende dieser Faser reizte, so entlud sich das ganze Organ, d. h. die Erregung musste in dem centrifugalen Nerven centripetal fortgeschritten sein, um auf sämmtliche Zweige der Faser überzugehen. Dieser Versuch ist entschieden der schlagendste directe Beweis für das doppelsinnige Leitungsvermögen der Nerven. Er ist von Dr. Mantey***) in Cairo wiederholt und vollständig bestätigt worden. Koch†) machte in neuester Zeit verschiedene Einwände gegen die Lehre vom doppelsinnigen Leitungsvermögen.

Die Fortpflanzungsgeschwindigkeit der Erregung im Nerven. Man hat sich früher ohne feste Grundlagen auf verschiedene Weise eine Vorstellung von der Fortpflanzungsgeschwindigkeit der Er-

---

*) W. Kühne, Ueber das doppelsinnige Leitungsvermögen der Nerven. Zeitschrift f. Biolog. XXII. S. 305.

**) Arch. f. Anat. u. Physiol. 1877. S. 66.

***) E. du Bois-Reymond, Vorläufiger Bericht über die von Prof. G. Fritsch in Aegypten angestellten neuen Untersuchungen an electrischen Fischen. Arch. f. Anat. u. Physiol. 1882. S. 61 u. 387.

†) W. Koch's Versuche über das doppelsinnige Leitungsvermögen der Nerven. Biol. Cbl. VII. S. 253.

regung gemacht, und da der Moment der Muskelzuckung in unmessbar kurzer Zeit auf die Reizung des motorischen Nerven zu folgen schien und die Berührung einer Hautstelle ebenfalls durch kein merkliches Zeitintervall vom Entstehen der dadurch bedingten Empfindung getrennt erschien, so hatte man überhaupt sich vorgestellt, dass die Fortpflanzungsgeschwindigkeit unendlich klein und kaum messbar sei, da solche Strecken, wie sie bei Messung der Fortpflanzungsgeschwindigkeit des Lichtes zur Verfügung standen, bei der Messung der Fortpflanzung der Erregung im Nerven nicht zu Gebote stehen. Helmholtz*) war es, welcher zuerst es unternahm und mit Glück durchführte, die Fortpflanzungsgeschwindigkeit der Nervenerregung zu messen.

Er bediente sich nach einem Vorschlage du Bois-Reymond's**) der von Pouillet angegebenen Methode zur Messung sehr kleiner Zeittheilchen. Pouillet's Messungsmethode beruht auf der Thatsache, dass die Ablenkung eines Magnetes durch einen kurz dauernden Kettenstrom der Schliessungsdauer desselben proportional ist. Bestimmt man die Zeit, welche verfliesst zwischen dem Reizmomente einer centraler gelegenen Nervenstelle und dem Momente des Eintrittes der Muskelverkürzung, und bestimmt man ferner die Zeit, welche verfliesst zwischen dem Momente einer Reizung einer dicht am Muskel gelegenen Nervenstelle und dem Momente des Eintrittes der Muskelverkürzung, so muss die erstere Zeit länger sein als die letztere, wenn die Erregung eine messbare Zeit braucht, um von der hoher gelegenen Nervenstelle zur tiefer gelegenen fortzuschreiten. Es muss die Differenz beider Zeiten der Fortpflanzungszeit der Erregung entsprechen. Die Entfernung dieser beiden Reizstellen ist bekannt; wird dieselbe in Metern ausgedrückt, durch die in Secunden ausgedrückte gefundene Zeit dividirt, so erhält man die Fortpflanzungsgeschwindigkeit der Erregung, d. h. den Weg, welchen dieselbe in einer Secunde durchläuft. Um mit der Pouillet'schen Methode diese kleinen Zeittheilchen, die hier zu bestimmen sind, zu messen, ist es nur nothwendig, in dem Momente der Nervenreizung den den Magnet ablenkenden Kettenstrom zu schliessen, und im Momente des Eintrittes der Muskelverkürzung denselben zu offnen. Die Anordnung der Apparate bei dem Versuche Helmholtz's, diese Zeiten nach Pouillet's Methode zu bestimmen, ist die in Fig. 261 angedeutete. Es ist der Gastrocnemius *M* des Frosches mit seinem Nerven *N* in vollständig intacter Verbindung; die Fortpflanzungsgeschwindigkeit der Erregung im Nerv *N* soll bestimmt werden. Die vom Muskel entferntere Reizstelle befindet sich bei *a*, die dem Muskel nähere bei *b*. Der wesentlichste Theil ist die Wippe *W*. Es ist ein um die Mitte drehbarer, doppelarmiger Hebel, welcher an dem einen Ende von einem Metallstift durchbohrt ist, der, wenn er bei *C* auf den unter ihm befindlichen Klotz auftällt, den Reizstrom des Elementes *Er* schliesst, welcher die primäre Rolle *Pr* durchfliesst. An dem Ende des anderen Armes trägt die Wippe eine Metallplatte *P*; wenn der Stift *St* auf diese auffällt, so schliesst er den Messstrom des Elementes *Em*, welcher das Galvanometer durchsetzt, ferner einen in die Achillessehne des Muskels eingesteckten Metallhaken, welcher in das Quecksilbernäpfchen *Q* eintaucht. Dieses Quecksilbernäpfchen ist unmittelbar vor dem Versuche so tief gestellt, dass ein Tröpfchen Quecksilber von der Spitze des Hakens in die Höhe gezogen ist Die geringste Verkürzung des Muskels wird

*) Monatsber. d. Berl. Acad. 1850. S. 14. Arch. f. Anat. u. Physiol. 1850. S. 71, 276. 1852. S. 199.

**) Jahresber. d. phys. Ges. zu Berlin. II. (Sitzung vom 7. März 1845.)

die Ablösung dieses Tröpfchens vom Haken herbeiführen und den Stromkreis unterbrechen. Wenn der Muskel sich verkürzt, wird er an dieser Stelle (B) den Messstrom selbst unterbrechen. Die Enden der secundären Spirale S sind entweder mit den Electroden an der Reizstelle a oder mit den Electroden an der Reizstelle b in Verbindung. Vor Ausführung des Versuches ist der erregende Strom, welcher die primäre Rolle schliesst, geschlossen, indem bei C an der Wippe der Contact hergestellt ist. Bei Ausführung des Versuches wird der Stift St fest auf die Platte P der Wippe aufgesetzt, und der Ausschlag des Galvanometers mit dem Fernrohr beobachtet. In dem Momente, als der Stift die Wippe berührt, wird bei A der Messstrom geschlossen und bei C an der Wippe der Reizstrom geöffnet, und in diesem Momente durch den Oeffnungsinductionsstrom der secundären Rolle der Nerv bei a bezüglich bei b gereizt. Die nachfolgende Muskelzuckung öffnet den im Reizmomente geschlossenen Mess-

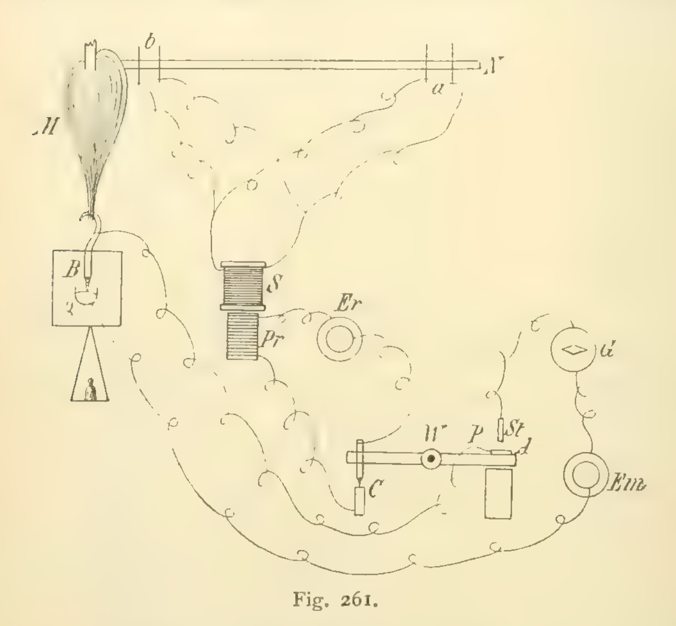


Fig. 261.

strom bei B. Der Ausschlag des Magnetes ist bei Reizung an der Stelle a grösser als der Ausschlag desselben bei Reizung der Stelle b, und aus diesen Ausschlägen werden die entsprechenden kurzen Zeiten berechnet, und ihre Differenz giebt die Zeit der Fortpflanzung der Erregung von der Stelle a bis zur Stelle b an. Helmholtz hat diese Fortpflanzung der Erregung des motorischen Nerven des Frosches auch mittelst seines Myographions (s. Bewegungslehre) bestimmt. Er hat bei diesem letzteren Versuche den Apparat so eingerichtet, dass die Reizung sowohl an der Stelle a als an der Stelle b des Nerven nur dann erfolgte, wenn ein und dieselbe Stelle der Trommel dem Schreibstift des Muskels gegenüberstand. Der Muskel selbst zeichnete seine Contractionscurven auf die Trommel des Apparates. Ist die Umdrehungsgeschwindigkeit der Trommel gross genug, so ist es klar, dass der Muskel nicht im Reizmomente den Stift sofort in Bewegung setzt, sondern erst eine geraume Zeit später, und zwar um so später, je weiter der Reizort des Nerven vom Muskel entfernt ist. In beiden Fällen wird der Muskel eine bestimmte Curve auf die Trommel zeichnen. Die beiden Curven sind vollständig

congruent, aber decken sich nicht, sondern sind gegen einander verschoben. Diese Verschiebung kann gemessen werden, indem die Distanz zweier einander genau entsprechender Punkte der Curve z. B. die Abhebepunkte von der Abscissenachse bestimmt werden. Kennt man die Umdrehungsgeschwindigkeit der Trommel, so weiss man, welchem Zeittheilchen die Verschiebung der beiden Curven entspricht. Es ist das die Zeit, welche die Erregung zum Fortschreiten von der oberen Nervenstelle zur unteren braucht.

Helmholtz hat nach beiden Methoden dieselbe Zahl gefunden. Er fand im Mittel die Geschwindigkeit für den motorischen Nerven des Frosches bei Zimmertemperatur zu 27,25 *m* per Secunde. Bernstein fand ebenfalls genau dieselbe Zahl, (s. S. 631), wie wir gesehen haben, für die Fortpflanzungsgeschwindigkeit der Negativschwankung im Froschnerven. Aus dieser Thatsache folgt, dass diese beiden Erscheinungen gleichzeitig neben einander durch den Nerven laufen und somit Begleiterscheinungen sind.

Helmholtz hat auch Versuche gemacht, um am intacten Nerven im unverletzten Organismus die Fortpflanzungsgeschwindigkeit der Erregung zu bestimmen; die Versuche sind von ihm mit Baxt*) ausgeführt worden. Er benutzte dieselbe Methode, welche er bei Messung am motorischen Froschnerven verwendet hatte. Es wurde die Verdickung des Daumenballenmuskels aufgeschrieben; der Arm war in Gips unbeweglich befestigt; der N. medianus wurde einmal am Oberarm und ein anderes Mal dicht über dem Handgelenk gereizt. Sie haben einen mittleren Werth von 33,9005 *m* in der Secunde gefunden. Ausserdem beobachteten sie, dass die Temperatur auch im intacten Organismus einen ausserordentlich grossen Einfluss auf die Fortpflanzungsgeschwindigkeit ausübt. v. Wittich**) hat nach einer anderen Methode eine andere Zahl, und zwar 30,3 *m* gefunden. Place mit van West***) hat die Baxt'schen Versuche wiederholt und ähnliche Resultate erhalten. Man hat auch versucht die Leitungsgeschwindigkeit in sensiblen Bahnen zu bestimmen; Helmholtz†) hat zuerst den Versuch beim Menschen unternommen. Er hat dieselben Methoden benutzt, wie bei den früheren Messungen, indem er durch die Versuchsperson in dem Momente den Messstrom öffnen liess, als sie den ertheilten Hautreiz empfand. Das eine Mal wurde der Reiz z. B. an der Hand, das andere Mal hoch am Oberarme ausgeübt und die Zeitdifferenz wurde auf die Fortpflanzung der Leitung der Erregung im sensiblen Nerven von der Reizstelle an der Hand bis zu der am Oberarm bezogen. Auf diese Weise wurde eine Fortpflanzungsgeschwindigkeit von 60 *m* in der

*) Helmholtz und Baxt, Monatsber d. Berliner Acad. 1867. S. 228. 1870. S. 184.

**) Zeitschr. f. rat. Med. (3.) XXXI. S. 87.

***) Arch. f. d. ges. Physiol. III. S. 424.

†) Helmholtz theilte die Resultate der phys.-öcon. Ges. zu Königsberg mit, am 13. December 1850. (Nach Hermann's Handbuch. II. 1. S. 18.)

Secunde gefunden. Nach einer anderen Methode hat Hirsch*) die Fortpflanzungsgeschwindigkeit bestimmt und dieselbe nur zu 34 *m* gefunden. Ferner hat Schelske**), welcher den Krille'schen astronomischen Registrirapparat benutzt hat, dieselbe ebenfalls bestimmt und die Geschwindigkeit zu 31—32 *m* per Secunde gefunden. Kohlrausch***) fand wieder sehr grosse Zahlen, sie liegen zwischen 82 und 225. De Jaager†) fand die Fortpflanzungsgeschwindigkeit nur zu 26 *m* in der Secunde. Donders hat in der Abhandlung von de Jaager auf die bei diesen Versuchen vorhandenen Schwierigkeiten hingewiesen, indem besonders der Hirnantheil die Reactionszeit sehr variirt, so dass die Versuche kaum unter gleichen Umständen ablaufen. Endlich sind noch von Bloch††) nach einer besonderen Methode Versuche in dieser Richtung angestellt worden. Hall und v. Kries†††) haben jedoch gefunden, dass die Reactionszeit nach den verschiedenen Reizorten (Fingerspitze, Mitte des Oberarmes gaben bei verschiedenen Versuchspersonen geradezu entgegengesetzte Resultate) so stark variirt, dass dadurch der Einfluss der Leitungszeit übercompensirt werden kann. Bei optischen Reizen ergaben die mit einem schärferen Raum- und Farbensinn begabten Stellen eine kleinere Reactionszeit, es lässt sich dies aber nicht als allgemeines Gesetz ableiten, da die stark raumempfindliche Zungenspitze eine grössere Reactionszeit hat als die Stirn. Die Leitungsgeschwindigkeit ist an allen Stellen des Nerven nicht dieselbe. Munk*†) fand bei Versuchen, bei welchen er den motorischen Froschnerven an drei Stellen reizte, dass die Strecke zwischen mittlerer und unterer Reizstelle zweimal so rasch durchlaufen wird als die zwischen oberer und mittlerer. Ein ähnliches Resultat haben Helmholtz und Baxt gefunden (l. c.); Place (l. c.) hat ebenfalls die Geschwindigkeiten sehr verschieden gefunden. In einer späteren Arbeit fanden jedoch Helmholtz und Baxt am Vorarme eine geringere Geschwindigkeit als am Oberame und vermuthen, dass die niederere Temperatur des Vorderarmes die Ursache sei. Trotzdem also es constatirt ist, dass die Fortpflanzungsgeschwindigkeit nicht in allen Stellen desselben Nerven dieselbe ist, sind die Ursachen, welche die Erscheinung bedingen, nicht vollständig klargelegt. Bernstein**†) reizte in besonderen Versuchen den Gastrocnemius direct und ein anderes Mal seinen Nerven dicht an der Eintrittsstelle in den Muskel.

*) Molesch, Untersuchungen. S. 183.

**) Arch. f. Anat. u. Physiol. 1864. S. 151.

***) Zeitschr. f. rat. Med. (3.) XXVII. S. 190. XXXI. S. 410.

†) Arch. f. Anat. u. Physiol. 1868. S. 657.

††) Arch. de physiol. norm. et path. 1875. p. 588.

†††) Hall und J. v. Kries, Ueber die Abhängigkeit der Reactionszeiten vom Orte des Reizes. Arch. f. Anat. u. Physiol 1879. Suppl. 1—9.

*†) H. Munk, Arch. f. Anat. u. Physiol. 1860. S. 798.

**†) J. Bernstein, Die Erregungszeit der Nervenendorgane in den Muskeln. Arch. f. Anat. u. Physiol. 1882. S. 329.

Er erhielt eine beträchtliche Differenz der Latenzzeiten. Wurde die Leitungszeit für den intramusculären Theil des Nerven abgezogen, so bleibt im Mittel ein Rest von 0,0033 Secunden. Er bezieht dies auf eine Zeit, welche für die Erregung der Zwischenorgane zwischen Nerven und Muskeln verbraucht werden soll. Bei älteren Rheotomversuchen hat der Verfasser 0,0031 Secunden für diese Zeit bestimmt und du Bois-Reymond und S. Mayer 0,0037 Secunden berechnet. Hoisholt*) hat unter Kühne's Leitung die Versuche Bernstein's wiederholt. Er bezweifelt die Beweiskraft der Versuche für die Latenzzeit in den intramusculären Nervenenden. Bei directer Reizung nervenloser Stellen ist die Latenzzeit sogar länger als bei indirecter Reizung. Die Jahreszeiten haben ebenfalls einen bedeutenden Einfluss auf die Fortpflanzungsgeschwindigkeit. Frédéricq und Vandervelde**) fanden im Sommer (bei Roscoff) die Leitungsgeschwindigkeit der Nerven beim Hummer zwischen 10—12 *m* per Secunde, im Februar und März (zu Gent) zu 6 *m*. Helmholtz und Baxt (l. c.) fanden, dass das Latenzstadium bei der Reizung der entfernteren Nervenstrecke bei starker Reizung kleiner ist als bei schwacher. Bei der nahen Nervenstelle wurde kein solcher Einfluss gefunden. Es ist somit die Fortpflanzungsgeschwindigkeit von der Reizstärke abhängig. Ein Aehnliches fand Hirsch, Hankel und v. Wittich. Auch Valentin fand eine schnellere Fortpflanzung bei stärkerer Erregung bei Frosch- und Murmelthiernerven, ebenso Troitzky und Wundt; Rosenthal***) und Lautenbach†) behaupten dagegen wieder, dass die Leitungsgeschwindigkeit von der Reizgrösse unabhängig ist v. Vintschgau††) findet, dass die Leitungsgeschwindigkeit bei Verstärkung der Inductionsströme über die Grössen hinaus, welche maximale Zuckungen veranlassen, bei einem von der Stromrichtung, von der Art des Inductionsstromes (ob es Oeffnungs- oder Schliessungsstrom ist) abhängigen Werthe bis zur Unmessbarkeit mit den vorhandenen Mitteln abnimmt. Nur bei eben maximalen Reizen entspricht der Unterschied der Latenzzeiten der Fortpflanzungsgeschwindigkeit der Erregung. Es erscheint somit durch die überwiegende Zahl der Beobachter festgestellt, dass die Reizstärke auf die Fortpflanzungsgeschwindigkeit Einfluss besitzt. Wir haben schon

*) A. W. Hoisholt, Is the nervous impulse delayed in the motor nerve terminations? Journ. of physiol. VI. p. 1.

**) L. Frédéricq et G. Vanderveld e, Vitesse de transmission de l'excitation motrice dans les nerfs du homard. Compt. rend. XCI. p. 239.

***) Monatsber. d. Berliner Acad. 1875. S. 419.

†) Arch. de scienc. phys. et natur. 1877. Juli.

††) M v. Vintschgau, Untersuchungen über die Frage, ob die Geschwindigkeit der Fortpflanzung der Nervenerregung von der Reizstärke abhängig ist. I. Wirkung maximaler Inductionsströme. Pflüger's Arch. XXX. S. 17.

Derselbe, Untersuchungen über die Frage: Ist die Fortpflanzungsgeschwindigkeit der Nervenerregung von der Reizstärke abhängig? II. Theil. Pflüger's Arch. XL. S. 68.

gelegentlich der Besprechung der Zuckungsgesetze angeführt, dass durch starke galvanische Ströme, wenn sie den Nerven durchsetzen, die Leitungsgeschwindigkeit in der durchströmten Strecke herabgesetzt wird. v. Bezold*) hat in dieser Richtung genaue Messungen ausgeführt und das merkwürdige Resultat erhalten, dass die Leitungsgeschwindigkeit nicht nur im Anelectrotonus, sondern auch im Catelectrotonus herabgesetzt ist. Rutherford**) hat die Versuche wiederholt und gefunden, dass bei schwacheren Strömen allerdings im Anelectrotonus die Leitung verzögert, im Catelectrotonus jedoch beschleunigt ist, bei starken Strömen aber ist die Leitungsgeschwindigkeit auch im Catelectrotonus vermindert. Die gleichen Resultate hat Wundt***) erhalten. Einen grossen Einfluss besitzt die Temperatur auf das Leitungsvermögen. Es hat dies Helmholtz (l. c.) am Froschnerven constatirt. Ferner Helmholtz und Baxt (l. c.) beim Menschen. Troitzky†) giebt an, dass zwischen 10 und 20° die Temperatur liegt, bei welcher die Leitungsgeschwindigkeit im Froschnerven am grössten ist. Sie sinkt sowohl beim Abkühlen als beim Erwärmen. Dass der Druck einen bedeutenden Einfluss auf die Fortpflanzungsgeschwindigkeit im Nerven besitzt, ist seit den ältesten Zeiten bekannt. Lüderitz††) hat, veranlasst durch die klinischen Erfahrungen, dass bei mechanischen Läsionen Compression u. s. w. gemischter Nerven die Motilität meist stärker leidet als die Sensibilität, Versuche unternommen, bei welchen er Kaninchen, um der recurrirenden und supplirenden Sensibilität aus dem Wege zu gehen, den Ischiadicus oder einen seiner Endäste (nachdem der Cruralis und die Nervenäste neben dem Ischiadicus durchschnitten waren) mit Musculatur und Knochen zusammen umschnürt. Er fand, dass, wenn die Motilität und Sensibilität nicht gleichzeitig verschwanden, die Motilität zuerst beeinträchtigt wurde, bei der Restitution die Sensibilität zuerst zurückkehrte. Der Verfasser schliesst daraus, dass die motorischen und sensiblen Nerven verschieden resistent, also specifisch verschieden seien. Die Sensibilität wurde durch Reflexe des Unterschenkels und die Motilität durch electrische Reizung des Ischiadicus geprüft. Es ist jedoch zu bemerken, dass bei diesen Versuchen die Verschiedenheit dadurch bedingt sein kann, dass schwächere Reize die sensiblen Endapparate, welche die Empfindung hervorrufen, leichter erregen als die motorischen Endapparate der Muskeln.

---

*) v. Bezold, Untersuchungen über die electrische Erregung der Nerven und Muskeln. S. 109. Leipzig 1861.

**) Journ. of anat. and physiol. (2.) I. p. 87.

***) Wundt, Untersuchungen zur Mechanik der Nerven und Nervencentren. I. S. 245. Erlangen 1871.

†) Pflüger's Arch. VIII. S. 599.

††) C. Lüderitz, Versuche über die Einwirkung des Druckes auf die motorischen und sensiblen Nerven. Zeitschr. f. klin. Med. II. S. 97.

Zederbaum*) fand bei Versuchen an Froschnerven, dass die sensiblen Fasern ausnahmslos bei geringerer Belastung ihr Leitungsvermögen verlieren, als die motorischen (entgegengesetzt den Angaben von Lüderitz); er prüfte dasselbe durch die Reflexe beim decapitirten Frosche; bei 400 g Druck hört die Leitungsfähigkeit auf. Die motorische Leitung für reflectorisch erregte Rückenmarksimpulse erlischt jedoch vor der sensiblen Leitung. Regnard**) hat ebenfalls den Einfluss des Druckes, und zwar höherer Drucke, auf die Leitung der Nerven untersucht; er fand eine bedeutende Nachwirkung nach 100—300 Athmosphären Druck, durch welche die Leitung herabgesetzt war. Die Nervenleitung wird durch chemisch einwirkende Körper ebenfalls verändert. Wir wollen von den Körpern, welche solche Veränderungen hervorrufen, wesentlich die Alkaloide hervorheben. Das Curare (südamerikanisches Pfeilgift) wirkt, wie Bernard und Kölliker und viele Andere festgestellt haben, wesentlich schädigend auf die im Muskel gelegenen nervösen Apparate, so dass die Function des übrigen Nerven noch fortbesteht, der Muskel direct erregbar ist und trotzdem von dem Nerven aus nicht mehr zur Contraction gebracht werden kann. Aehnlich wirkt nach Kölliker das Coniïn. Mommsen (l. c.) fand, dass auch das Atropin ähnlich wirkt (Atropin. sulfuric.). Er fand, dass der Nervenstrom bei Vergiftung mit demselben erhalten bleibt, trotzdem aber die Negativschwankung verkleinert und schliesslich nach mehrstündiger Einwirkung des Atropins zum Verschwinden gebracht wird. Daraus folgt, dass die Leitung durch das Atropin beeinträchtigt wird, d. h. die Reizübertragung von Zelle auf Zelle; es besitzt also das Atropin eine curareartige Wirkung. Auch durch Alkohol, Chloroform und Aether wird die Leitungsfähigkeit herabgesetzt, bezüglich vernichtet, trotzdem der Nervenstrom nur eine geringe Verminderung erfährt, so dass also durch diese Gifte zuerst die Leitung im Nerven leidet. Die Wirkung dieser Mittel kann wieder durch Entfernung derselben aus dem Nerven beseitigt werden. Wir kommen zur Erörterung der Beziehungen zwischen der Leitung und der Erregung. Wir haben wiederholt angeführt, dass wir uns vorstellen, dass das Wesen des Leitungsvorganges im Nerven darin besteht, dass die Erregung eines Nervenelementes sich auf die Nachbarelemente fortpflanzt, die Nervenleitung also eine Erregungsleitung ist. Es wird aber diese Vorstellung, dass dem Erregungsvorgang und Leitungsvorgang dieselbe Erscheinung zu Grunde liegt, nicht von allen Forschern getheilt. Schiff***) beobachtete, dass, wenn durch Ligatur der Blutgefässe die Vergiftung einer hinteren Extremität bei Fröschen ausgeschlossen und Curare oder Coniin dem

---

*) A. Zederbaum, Nervendehnung und Nervendruck. Arch. f. Anat. u. Physiol. 1883. S. 161.

**) P. Regnard, Compt. rend. soc. biolog. 1887. p. 406.

***) Schiff, Lehrbuch der Muskel- und Nervenphysiologie. S. 75. Jahrg. 1858 bis 1859, Zeitschr. f. rat. Med. (3) XXIX. S. 221. 1867.

Kreislauf des Thieres einverleibt wird, bei Erregung des unvergifteten Ischiadicus der vergiftete (reflectorisch erregte) negative Schwankung zeige, dass jedoch, wenn der vergiftete erregt wird, der unvergiftete keine Negativschwankung zeige, so dass also von den Centralorganen aus die Erregung den vergifteten Nerv durchdringt, der vergiftete Nerv selbst aber keine Erregung zum Centralorgan sendet. Daraus schliesst er, dass der Erregungs- und Leitungsvorgang zwei von einander verschiedene Erscheinungen sind. Ziemssen und Weiss*), ferner Erb**) fanden ähnliches am gequetschten Nerven bei Thieren und bei Paralysen bei Menschen. Grünhagen***) fand, dass, wenn ein Abschnitt des Nerven der Wirkung von Kohlensäure ausgesetzt worden ist, diese Stelle weniger erregbar ist, während an höher liegenden Stellen angebrachte Reize in gewöhnlicher Weise wirken, so dass also die von den unvergifteten Nerven ausgesendete Erregung durch die vergiftete Nervenstrecke ungehindert hindurch geht, während von der vergifteten Nervenstrecke aus keine Erregung ausgelöst werden kann. Hermann (siehe dessen Handbuch II. S. 187) bemerkt mit Recht, dass wahrscheinlicher Weise der natürliche Reiz, d. h. die Uebertragung von einer Zelle auf die andere, ein viel wirksamerer ist als die künstlichen, welche deshalb früher versagen können. Luchsinger†) findet entgegen den Beobachtungen Grünhagen's, dass an mit Kohlensäure behandelten Nervenstrecken das Leitungsvermögen stets früher schwindet als die directe Erregbarkeit, so dass er schliesst, dass die Leitung nichts anderes ist, als die Reizung eines Nervenelementes durch das benachbarte. Hirschberg††) fand, dass die Behandlung eines Nervenabschnittes mit Kohlensäure local die Erregbarkeit vermindert, die Leitungsfähigkeit jedoch intact lässt, ähnlich wirkt Kälte, umgekehrt Wärme. Er glaubt daher schliessen zu können, dass die Leitung nicht als Fortpflanzung der Erregung von einem Theilchen zum andern aufzufassen sei. Sawyer†††) hat mit Gad die Wirkung der Kohlensäure auf einzelne Nervenstrecken ebenfalls untersucht. Sie haben in einer Gaskammer zwei Electrodenpaare an einer höheren und tieferen Nervenstelle angelegt; ein drittes Paar befand sich oberhalb ausser der Gaskammer. Sobald in die Gaskammer Kohlensäure eingeleitet wurde, sank an beiden Reizstellen innerhalb derselben schnell die Erregbarkeit, an der centralen Stelle, ausserhalb der Kammer, blieb sie unverändert; wenn

*) Deutsch. Arch. f. klin. Med. IV. S. 579.

**) Deutsch. Arch. f. klin. Med. V. S. 62.

***) Berliner klin. Wochenschr 1871, S. 625. Pflüger's Arch. VI. S. 180.

†) B. Luchsinger, Zur Leitung nervöser Erregung. Mitth. der naturf. Ges. in Bern. 1880. S. 105.

††) E. Hirschberg, In welcher Beziehung stehen Leitung und Erregung der Nervenfaser zu einander? Pflüger's Arch. XXXIX. S. 75.

†††) Sawyer, Ueber Trennung von Reizbarkeit und Leitungsfähigkeit des Nerven. Mitgeth. von Gad. Arch. f. Anat. u. Physiol. 1888. S. 395.

sie statt Kohlensäure alkoholhältige Luft in die Kammer einleiteten, so zeigte die mit Alkohol vergiftete Nervenstelle erhöhte Reizbarkeit und verminderte Leitungsfähigkeit (eine Erscheinung, die auch durch starke Ströme an der Kathode im Nerven hervorgerufen wird; die Reizbarkeit ist im Catelectrotonus erhöht, nichtsdestoweniger wird durch starke Ströme, wie Bezold gezeigt hat, die Leitungsfähigkeit auch in der catelectrotonisirten Strecke herabgesetzt [s. S. 730]). Die Verfasser schliessen aus ihren Versuchsergebnissen, dass Leitung und Erregung zwei von einander verschiedene Vorgänge sind. Wir wollen hier noch die Versuche von Lautenbach*) anschliessen, welcher fand, dass, wenn er das untere Drittel des Ischiadicus durch Inductionsströme so lange reizte, bis sich der zugehörige Gastrocnemius nicht mehr contrahirte, er trotzdem auf reflectorischem Wege die Zusammenziehung dieses Muskels bei Reizung der Haut des andern Beines erhalten konnte. Wenn der Gastrocnemius bei directer Application stärkerer Ströme nicht mehr reagirte, so wurde noch Contraction dieses Muskels erhalten, wenn selbst mit schwachen Strömen der Plexus gereizt wurde. Lautenbach selbst schliesst aus diesem Versuche, dass die Leitungsfähigkeit und Erregbarkeit zwei verschiedene Functionen sind. Georgiewski**) findet bei enthaupteten Fröschen, wenn der N. ischiadicus peripher so lange gereizt worden ist, bis die Contractionen des Gastrocnemius aufhörten, dass (wie es Lautenbach gefunden hat) trotzdem Tetanus des Muskels durch centrale und reflectorische Reizung des Nerven erhalten werden kann; die reflectorische Erregung wird durch mechanische, electrische oder chemische Einwirkung auf die Haut der anderen Pfote hervorgerufen. Wurde der N. ischiadicus central gereizt, bis sich der Muskel nicht mehr zusammenzog, so konnte reflectorisch keine Zusammenziehung des Muskels erzielt werden, aber durch periphere Reizung. Der Verfasser versucht die Erscheinungen dadurch zu erklären, dass er sagt, die äusseren Fasern werden durch dichtere Ströme erregt und daher stärker ermüdet als die inneren, es kann daher geschehen, dass die nicht vollständig ermüdeten centralen Fasern reflectorisch oder central ausgelöste Erregung hindurchlassen. Nun ist zu bemerken, dass, wie wir später sehen werden, man im Nerven überhaupt bei electrischer Erregung noch keine Ermudung hat constatiren können; überdies passt seine Erklärung für die centrale Ermudung nicht, da in diesem Falle auch die reflectorischen Muskelcontractionen ausbleiben. Bevor wir die naheliegendste Erklärung für die Leitung im Nerven aufgeben, müssen die Gründe, welche dagegen zu sprechen scheinen, sehr wohl erwogen werden. Es ist denkbar, dass durch Kohlensäure die Erregbarkeit durch künstliche

*) Philadelphia medical Times 1877, March Nr. 243.

**) N. Georgiewski, Ueber die mittheilbare Leitungsfähigkeit und Erregbarkeit der Nervenrohre. Militärärztl. Journ. 1879. Maiheft, russisch. (Ref. in Jahresber. f. Anat. u. Physiol. Physiol. Abth. 1879. S. 20.)

Mittel überhaupt oder vielleicht nur speciell für die electrischen Ströme herabgesetzt ist, so dass z. B. durch mechanische Reizung eine Erregung der mit Kohlensäure vergifteten Stelle möglich ist, während der electrische Strom wirkungslos ist. Ferner ist es denkbar, dass die Erregung durch Uebertragung von Zelle auf Zelle leichter zu Stande kommt als sie durch künstliche Mittel gleichsam indirect hervorgerufen werden kann. Jedenfalls bedarf es zur Entscheidung dieser Frage, ob die Leitung des Nerven in der Fortpflanzung der Erregung von Zelle auf Zelle besteht oder nicht, noch sehr ausgedehnter Untersuchungen. Also die natürliche Erregung geht, wie wir schon wiederholt bemerkt haben, stets entweder nur von einem Nervencentrum oder von einem peripheren Erregungsapparate aus. Im Verlaufe selbst wird der Nerv unter natürlichen Verhältnissen nicht erregt.

Lebensbedingungen der Nerven.

Man hat lange Zeit hindurch angenommen, dass der Nerv gerade so gut wie jedes Organ ermüdbar sei. Es konnte jedoch diese Ermüdung nur an dem mit seinem Muskel verbundenen Nerven nachgewiesen werden; man kann daher keinen Schluss auf den Nerven selbst machen, da sie sich möglicherweise nur auf den Muskel und die intramusculären Nervenenden beschränken kann. Du Bois-Reymond hat zuerst nachgewiesen, dass die Negativschwankung des Nervenstromes bei öfters wiederholten Versuchen schwächer wird, d. h. dass der Nerv ermüden kann. Bernstein*) hat durch den mit seinem Muskel verbundenen Ischiadicus in der Nähe des Muskels einen constanten Strom durchfliessen lassen und dadurch den Ischiadicus an dieser Stelle leitungsunfähig gemacht; wenn er nun diesen Ischiadicus ebenso lange tetanisirte, wie einen anderen, der von seinem Muskel nicht abgesperrt war, bis der letztere vollständig erschlafft war, so traten nach Unterbrechung des absperrenden Stromes sehr kräftige Contractionen des nicht ermüdeten Muskels ein; der Nerv ist also durch das Tetanisiren nicht ermüdet worden, in derselben Zeit, in welcher der Muskel vollständig erschöpft worden ist. Bernstein schliesst aus diesem Versuche, dass der Nerv nur langsamer ermüdet als der Muskel. Wedenskii**) hat Bernsteins Verfahren zur Untersuchung der Nervenermüdung wieder verwendet. Er hat jedoch, nachdem er die Leitungsunfähigkeit des Nerven hergestellt hatte, den Absperrungsstrom sehr geschwächt, da die schwächsten Ströme zur Unterhaltung der Leitungsunfähigkeit ausreichen; ausserdem wechselte er oft die Stelle für den Absperrungsstrom. Er konnte nach sechsstündigem ununterbrochenen Tetanisiren den Nerven noch immer nicht erschöpft finden, so dass die Er-

*) Pflüger's Arch. XV. S. 289.

**) N. Wedenskii, Wie rasch ermüdet der Nerv? Cbl. f. d. med. Wissensch. 1884. Nr. 5.

müdungsfähigkeit des Nerven zweifelhaft erscheint. Bowditch*) bestätigt die Angaben Wedenskii's über die Nichtermüdbarkeit der Nerven. Er tetanisirte nach Curaresirung stundenlang; nach Ausscheidung des Curare trat wieder Contraction ein; er hat nach vierstündigem Tetanisiren den Nerven noch unermüdet gefunden. Maschek**) bestätigt ebenfalls, dass nach stundenlanger Reizung der Nerv nicht ermüdet. Herzen***) behauptet gegenüber den Angaben Wedenskii's und Bowditch's und anderen, dass der Nerv ermudet. Es ist jedoch zu bemerken, dass er bei seinen Versuchen die Endorgane nicht ausgeschlossen hat, und von den anderen Beobachtern nur die Nervenfaser auf ihre Ermüdbarkeit untersucht worden ist. Es ist selbstverständlich, dass der Nerv von Circulation und Athmung abhängig sein muss; jedoch ist derselbe viel weniger abhängig von diesen beiden Factoren als andere Organe des Thierkörpers. Wenn der sogenannte Stenson'sche Versuch ausgeführt wird, bei welchem nach Compression der zu einer Extremität leitenden Arterie sehr rasch die Erregbarkeit des Muskels vom Nerven aus verschwindet und bei Herstellung der Circulation in kurzer Zeit wieder erscheint, so lässt sich dies daraus erklären, dass die intramusculären Nervenendigungen, die ausserordentlich empfindlich sind, bei diesem Versuche zuerst leiden. Ranke†) und Ewald††) finden, wie es schon Hermann für den Muskel nachgewiesen hatte, dass die Leistungsfähigkeit der Nerven in hohem Grade von der Sauerstoffzufuhr unabhängig ist.†††) Stephani und Cavazzani*†) unterbinden bei Kaninchen alle Gefässe des Vorderbeines mit Schonung der Nerven und finden, dass die sensiblen Nerven der circulationslosen Extremität bis 10½ Stunden nach der Unterbindung Schmerzempfindung vermitteln können. Die Muskeln verlieren ihre directe Erregbarkeit schon nach zwei Stunden. Dieser Versuch ist ein neuer Beweis für die grosse Unabhängigkeit der Nervenfaser vom Kreislauf und Athmung, und es wird durch denselben bewiesen, dass beim Stenson'schen Versuch nicht die Nerven, sondern ihre Endorgane gelähmt werden. Man hat früher angenommen, dass die Thätigkeit des Nerven zur Erhaltung derselben unentbehrlich ist. Schiff (dessen Lehrbuch 1858) fand selbst nach 1¾ Jahren an gewöhnlichen Nerven die centralen Stümpfe nicht degenerirt. Wenn

---

*) H. P. Bowditsch, Note on the nature of nerve force. Journ. of physiol. VI. p. 133.

**) A. Maschek, Ueber Nervenermüdung bei electrischer Reizung. Sitzungsber. d. Wiener Acad. 3. Abth. XCV. S. 109.

***) A. Herzen, Sur la fatigue des nerfs. Arch. ital. d. biolog. IX. p. 15.

†) J. Ranke, Die Lebensbedingungen der Nerven. S. 97. Leipzig 1868.

††) Pflüger's Arch. II. S. 142.

†††) Severini (Pflüger's Arch. IX. S. 620) giebt an, dass das Ozon einen restituirenden Einfluss auf den Nerven ausübt.

*†) A. Stephani e A. Cavazzani, Quale azione spieghi l'anemia sulle fibre nervose. Accad. med.-chir. d. Ferrara, 1888 und Action de l'anémie sur les fibres nerveuses. Arch. ital. d. biolog. X. p. 202.

somit die Nerven mit ihren Centren (Ernährungscentren) in Verbindung sind, so bleiben sie auch ohne Thätigkeit erhalten. Wir kommen zu den Veränderungen, die die Nerven nach einer Läsion und vor allem nach ihrer Durchschneidung eingehen. Wir müssen hier mehrere Fälle unterscheiden, zuerst ob der Nerv noch mit einem Centrum nach der Durchschneidung in Verbindung ist oder nicht, und ferner, ob der von seinem Centrum getrennte Nerv im Körper bleibt oder aus demselben entfernt wird. An allen Nerven tritt von der Schnittfläche ausgehend sofort eine Veränderung ein, die zuerst von Schiff beobachtet und von Engelmann*) genau studiert worden ist. Engelmann beobachtete, dass der Nerv sehr rasch vom Querschnitte aus degenerirt bis zur nächsten Ranvier'schen Einschnurung, und dass dort das Absterben desselben zunächst Halt macht. Colasanti**) machte dieselbe Beobachtung. Ist der Nerv aus dem Körper entfernt, so verliert er allmahlich seine Erregbarkeit. Man kann seine Erregbarkeit, wie wir schon gesehen haben, auf zweierlei Weise constatiren, entweder durch Contraction seines Muskels nach erfolgter Reizung des Nerven oder durch die Erscheinung der negativen Schwankung. Es ist zu bemerken, dass um so länger die Erregbarkeit erhalten bleibt, je niedriger die Temperatur ist. Hermann beobachtete (sein Handbuch II, S. 120) an Kaninchennerven galvanische Erregungserscheinungen durch mehrere Stunden hindurch, nachdem die Wirkung auf den Muskel und dessen directe Erregbarkeit schon verloren gegangen war. Schiff***) hat Froschnerven in der feuchten Kammer im Winter durch lange Zeit, bis in die 13. Woche, erregbar gefunden. Mommsen†) fand in der grossen Mehrzahl der Fälle die Nerven durch 3 Tage, oft durch 4 Tage und noch länger erregbar; z. B. war in seinem Versuche ein Froschnerv 6 Tage nach dem Ausschneiden noch immer erregbar. Wenn die indirecte Erregbarkeit des Muskels verloren gegangen war, so konnte trotzdem noch von dem Nerven Negativschwankung erhalten werden, zum Beweis, dass die intramusculären Nervenenden zuerst gelitten haben. Auch an Warmblüternerven konnte er diese Beobachtung machen. Bei Kaninchen- und Hundenerven, welche in physiologische Kochsalzlösung eingelegt waren, konnte lange Zeit hindurch die Negativschwankung hervorgerufen werden, z. B. an dem Vagus eines Hundes wurde dieselbe 7 Tage hindurch beobachtet. Die physiologische Veränderung solcher ausgeschnittener Nerven ist bis heute eigentlich trotz der so häufigen Untersuchung noch nicht festgestellt worden. Denn bei den Versuchen, die bisher angestellt worden sind, waren die Bacterien, welche Mommsen (l. c. S. 252) mit Recht als die Hauptfeinde der Erregbarkeit bezeichnet, nicht ausgeschlossen. Wenn

*) Pflüger's Arch. XIII. S. 474.

**) Arch. f. Anat. u. Physiol. 1878. S. 206.

***) Funke's Lehrbuch der Physiologie. I. S. 793. Leipzig 1863.

†) Virchow's Arch. LXXXIII. S. 243.

man bedenkt, mit welcher Sorgfalt die Chirurgen das Eindringen der Bacterien durch Wunden in den Körper verhindern, da sie wohl wissen, welche enorme Verheerungen dieselben im Körper anrichten können, so muss man schliessen, dass die Versuche mit ausgeschnittenen Nerven, bei welchen diese an allen ihren Punkten den Angriffen derselben ausgesetzt sind, als von der Einwirkung dieser Organismen durchaus nicht unabhängig zu betrachten sind. Bis vor Kurzem hat man das sogenannte Ritter-Valli'sche Gesetz als den Ausdruck der physiologischen Veränderungen der Erregbarkeit des Nerven nach seiner Abtrennung vom Centrum angesehen. Nach diesem soll die Erregbarkeit in centrifugaler Richtung vom centralen Ende des Nerven gegen den Muskel hin allmählich bis auf Null abnehmen, so dass also der Nerv zuerst in seinen centralen Partien die Fähigkeit verliert, auf Reizung den Muskel zur Contraction zu bringen. Mommsen (l. c. S. 256) hat an ca. 20 Nerven beobachtet, dass wenn selbst schon der Nervenstrom des Kniekehlenendes äusserst schwach und vergänglich war, derselbe im centralen Ende der grösseren Dicke wegen entsprechend stärker war. Bei diesen Versuchen wurde jedes Mal circa 3 *mm* von der alten Schnittstelle entfernt ein neuer Querschnitt angelegt und möglichst gleich lange Nervenstrecken zwischen die Electroden gebracht. Auch bei Nerven, die im lebenden Thiere geblieben waren, wurde nach der Durchschneidung dieselbe Beobachtung gemacht. An einer R. esculenta wurde der Ischiadicus am Becken durchschnitten; ca. 23 Tage nach der Durchschneidung wurde der Frosch getödtet und der Nervenstrom am centralen und peripheren Ende, sowie die Negativschwankung desselben untersucht. Es zeigte sich, dass der Nervenstrom an beiden Enden nahezu ungeschwächt und die negative Schwankung an den centralen Enden stärker war als an den peripheren, so dass Mommsen erklärt, dass das Ritter-Valli'sche Gesetz keine Geltung besitzt. Er erklärt die Erscheinungen, für welche das Ritter-Valli'sche Gesetz der Ausdruck sein soll, daraus, dass die ausgeschnittenen Nerven allmählich in ihrer ganzen Länge an Leitungsfähigkeit einbüssen, so dass vom centraleren Ende aus früher die Erregung nicht mehr zum Muskel gelangt als vom peripheren Ende aus. Er schliesst, dass die Function des Nerven früher als sein Leben erlischt oder, wie Engelmann allgemein bemerkt: die Zellen leben zusammen und sterben einzeln. Rosenthal*) gab an, dass nicht nur bei ausgeschnittenen Nerven, wie bisher bekannt war, sondern auch bei den im Körper befindlichen Nerven beim Absterben der Herabsetzung der Erregbarkeit ein Stadium der Erhöhung der Erregbarkeit vorausgeht. Auch dies erklärt Mommsen (l. c. S. 260) als eine dem Absterbevorgang nicht zukommende Erscheinung. Am ausgeschnittenen Nerven bewirkt die Anlegung des frischen Querschnittes die Erhöhung der Erregbarkeit im

*) Rosenthal, Ueber das sogenannte Ritter-Vallische Gesetz. Allgem. med. Centralzeit. Jahrgang XXVIII. 1859. Nr. 16. p. 126.

centralen Ende, aber auch im ganzen Nerven, wie er durch einen Versuch nachweisen konnte (l. c. S. 260). Er hat den aus dem Körper ausgeschnittenen Ischiadicus zum Ausruhen der Querschnitte nach Engelmann in Kochsalzlösung gebracht. Nach 24 Stunden, wenn die Querschnitte electromotorisch unwirksam erschienen, wurde ein neuer Querschnitt am Kniekehlenende angelegt und der Ruhestrom abgeleitet. Wird nun am centralen Ende ein neuer Querschnitt angelegt, so nimmt sofort der Ruhestrom am peripheren Ende ab, die Grösse der Negativschwankung jedoch für schwache Reize zu. Dadurch ist somit der Nachweis der Einwirkung des centralen Querschnittes auf den ganzen Nerven geliefert, und die erhöhte Erregbarkeit beim ausgeschnittenen Nerven ist nur auf die Wirkung des centralen Querschnittes zurückzuführen. Die Angabe Rosenthal's für den undurchschnittenen im getödteten Thiere verbleibenden Nerven sind ebenfalls, wie Mommsen zeigt, unzutreffend. Rosenthal giebt an, dass im Momente der Tödtung des Thieres die Erregbarkeit bedeutend ansteigt. Mommsen tadelt an dieser Angabe, dass nicht die Art der Tödtung des Thieres angegeben ist. Beim Frosche findet dieselbe gewöhnlich durch Verletzung des Rückenmarkes statt. Durch diese Verletzung wird das Mark und die mit ihm zusammenhängenden Nerven in starke Erregung gesetzt, so dass oft minutenlanger Tetanus des Muskels die Folge davon ist, der nach Mommsen um so stärker ist, je näher der Rückenmarksquerschnitt den Ischiadicuswurzeln liegt. Es ist somit begreiflich, dass auch bei undurchschnittenem Ischiadicus nach der momentanen Tödtung des Thieres die Erregbarkeit desselben erhöht ist. Ist diese durch den Querschnitt des Rückenmarkes oder des Nerven veranlasste erhöhte Erregbarkeit verschwunden, so tritt keine solche wieder auf, wie Mommsen angiebt. Es ist also diese Angabe Rosenthal's über die Erhöhung der Erregbarkeit der Nerven nach der Tödtung des Thieres keine dem Absterben der Nerven als solche zukommende Erscheinung. Wenn der von seinem Centrum getrennte Nerv im Körper bleibt, so gehen in ihm ganz gleiche Veränderungen vor sich. Auch an diesen wird eine Erhöhung der Erregbarkeit angegeben, wobei jedoch zu bemerken ist, dass dasselbe Moment, welches im ausgeschnittenen Nerven massgebend ist, der Querschnitt, wie schon Harless*) gefunden hat, von Einfluss ist; derselbe hat gesehen, dass die Reizbarkeit um so höher ist, je näher die Schnitt- der Reizstelle liegt, und somit ist diese Erhöhung der Erregbarkeit ebenfalls auf die Wirkung des Querschnittes zurückzuführen. Es folgt sehr bald eine Herabsetzung der Erregbarkeit und dieselbe rückt nach den Angaben von Longet für den Warmblüter, von Stannius für den Frosch vom Schnittende nach der Peripherie vor. In neuerer Zeit jedoch ist dieser Gegenstand nicht mehr untersucht worden.

*) Abhandl. d. bayr. Acad. VIII. S. 595, 612.

Olga Gortinsky*) findet, dass die Erregbarkeit der Nerven nach ihrer Durchschneidung längere Zeit noch, als Longet angiebt, zugegen ist. Es tritt schliesslich die sogenannte fettig-körnige Degeneration ein, welche bis in die neueste Zeit sehr eingehend von vielen Forschern untersucht worden ist (siehe Hermann's Handbuch II. S 125 ff.). Schliesslich schwindet der ganze Nerveninhalt, und es bleibt nur das Neurilem zurück. Die Degeneration schreitet bei Warmblütern rascher vor als bei Fröschen und zwar um so schneller, je höher die Temperatur ist. Exner**) konnte nach der Durchschneidung einzelner Stränge des Plexus ischiadicus bei Fröschen im zugehörigen Gastrocnemius weder Muskelschwund noch Degeneration einzelner Fasern desselben nachweisen. Alonzo***) fand, dass die Erscheinungen ganz die gleichen sind, ob der Nerv durchschnitten oder durch andere Eingriffe zerstört worden ist; wenn er den Nervus tibialis des Kaninchens mit Schwefeläther oder mit Kochsalz und Schnee durch die Haut hindurch abkühlte, war die Wirkung der Erkältung des Nerven genau dieselbe, wie die des Schnittes oder der Nervendehnung. Auch die Regeneration geht in der gewöhnlichen Weise vor sich. Babes und Marinesco†) beschreiben Beobachtungen an Kaninchen, deren Ischiadicus durchschnitten war und von dessen Beinen Muskelproben $1^1/_2$ Tage nachher und dann wiederholt während der nächsten 12 Tage untersucht worden sind. Sie fanden Veränderungen in den intramusculären Nerven, in den Terminalfasern und in den Endplatten. Dieser Befund bestand in Atrophie, Hypertrophie, Segmentirung, embryonalen Zuständen, totalem Verschwinden der Terminalfasern u. s. w. Die Durchschneidung hat merkwürdiger Weise nicht nur für den durchschnittenen Nerven Folgen, sondern auch für andere Nerven, welche durch diese Verletzung direct gar nicht berührt worden sind. Philipeaux und Vulpian††) machten im Jahre 1863 die merkwürdige Beobachtung, dass nach der Durchschneidung des Hypoglossus der Lingualis motorischen Einfluss auf die Zunge gewinnen könne. Diese Beobachtung ist von vielen Seiten bestätigt worden. (Die Literatur siehe in Hermann's Handbuch II, S. 131.) Die Wirksamkeit des Lingualis beginnt zu der Zeit, in welcher der Hypoglossus in Degeneration begriffen ist und sie hört wieder auf, wenn derselbe durch Verwachsen mit dem centralen Ende regenerirt worden ist. Die

*) Olga Gortinsky, Sur la durée de l'excitabilité des nerfs après la separation de leurs centres nutritifs. Arch. d. scienc. phys. et natur. (3.) VIII. S. 297.

**) S. Exner, Notiz zur Frage von der Faservertheilung mehrerer Nerven in einem Muskel. Pflüger's Arch. XXXVI. S. 572.

***) G. Alonzo, Sulle alterazione delle fibre nervose in seguito al congelamento dei tessuti soprastanti. Arch. per le scienz. med. XIII. Fasc. 2. 1889.

†) Babes et Marinesco, Sur la pathologie des terminaisons nerveuses des muscles des animaux et de l'homme. Compt. rend. CIX. p. 575.

††) Philipeaux et Vulpian. Compt rend. LVI. p. 1009.

motorische Wirkung des Lingualis ist keine so vollkommene, wie die des Hypoglossus; seine Reizung bewirkt nur Auf- und Abwärtsbewegung der Zunge. Jedoch findet keine unwillkürliche und reflectorische Zungenbewegung durch Vermittelung des Lingualis statt Vulpian fand, dass die Wirkung nur den erhaltenen Chordafasern zukommt, da dieselbe ausbleibt, wenn mit dem Hypoglossus auch die Chorda tympani durchschnitten wurde und degenerirt ist.*) Heidenhain**) bezeichnet die Erscheinung als »pseudomotorische« Erscheinung. Er hat die Versuche bei Hunden wiederholt und die Resultate bestätigt. Er fand, dass bei manchen Hunden ganz normale motorische Wirkung auf kleine Muskelpartien der Zunge bei Reizung des peripheren Lingualisendes constatirt werden könne, die ohne Zweifel auf abirrende Hypoglossusfasern zu beziehen ist. Wenn die Schiff'sche paralytische Flimmerbewegung nach Durchschneidung des Hypoglossus aufgetreten ist, so hat die Reizung des peripheren Lingualisendes motorische Erfolge, welche am 4., sicher am 6. bis 7. Tage nach der Durchschneidung des Hypoglossus eintreten. Sie bleiben stark bis zum Ende der dritten Woche, sodann nimmt die Erscheinung ab und in der fünften Woche ist sie kaum mehr merklich. Er bestätigt die Beobachtung Vulpians, dass die wirksamen Fasern der Chorda angehören, da man die Erscheinung auch durch Reizung der Chorda in der Paukenhöhle hervorrufen kann. Er fand, dass die Reactionszeit für die motorischen Wirkungen des Lingualis mindestens 10 Mal so gross ist als die bei der Hypoglossusreizung; die Reactionszeit der direct gereizten Muskeln ist normal. Durch chemische Reizung konnte keine Wirkung erzielt werden. Heidenhain hat sich überzeugt, dass die Chordafasern mit den Muskelfasern der gelähmten Zungenhälfte nicht in Verbindung stehen. Die Hypoglossusfasern sind vollständig degenerirt und auch die Terminalfasern des Endapparates, nicht aber die Sohle und die beiden Arten von Kernen. Heidenhain vermuthet, dass die vom Lingualis bewirkte Gefässerweiterung die abnorm erregbare Plattensohle reizt, indem auch rein mechanische Hyperämie durch kräftige Blutinjection in die Zungenarterie motorisch wirkte. Da aber die Wirkung lange Zeit die Reizung überdauert, so sucht Heidenhain die Ursache davon in der durch die Gefässerweiterung herbeigeführten vermehrten Lymphbildung. Rogowicz***) hat gefunden, dass der vom Hypoglossus erregte Tetanus der Zungenmuskel einen mit dem

---

*) Schiff beobachtete am Lingualis auch hemmende Wirkung auf die paralytischen Undulationsbewegungen der Zungenmuskel nach der Durchschneidung des Hypoglossus. Diese Wirkung konnte aber von Nachuntersuchern nicht mehr bestätigt werden.

**) R. Heidenhain, Ueber pseudomotorische Nervenwirkungen. Arch. f. Anat. u. Physiol. 1883. Suppl. S. 133.

***) Rogowicz, Ueber pseudomotorische Einwirkungen der Ansa Vieussenii auf die Gesichtsmuskeln. Pflüger's Arch. XXXVI. S. 1.

Reizstrome isorhythmischen Ton im Telephon giebt, was beim Tetanus der gelähmten Zunge bei Lingualisreizung nicht der Fall ist. Nach Dastre und Morat enthält der Halssympathicus oder die Ansa Vieussenii gefässerweiternde Fasern für die Lippen beim Hunde. Rogowicz fand in der That nach Ausziehung des Facialis und Eintritt der Schiff'schen paralytischen Oscilationen pseudomotorische Einwirkungen mit allen Charakteren von beiden Schenkeln der Ansa aus. Morat*) giebt an, dass die Erscheinung des Pseudomotorischwerdens des Lingualis und des Halssympathicus nicht in der Gefässerweiterung, welche durch die Reizung dieser Nerven in dem betreffenden Organe hervorgerufen wird, ihren Grund hat, sondern in der Gegenwart centrifugaler Fasern in den gereizten Nerven. Auch an der amputirten Zunge und an den Lippen nach der Unterbindung der Carotis kann die Erscheinung hervorgerufen werden. Er beobachtete ein Jahr nach dem Ausreissen des Hypoglossus, dass vom Lingualis und Hypoglossusstumpf aus Bewegungen der Zunge hervorgerufen werden konnten. Der Lingualis der gesunden Hälfte wirkt besonders auf die entgegengesetzte Seite der Zunge. Bis jetzt haben wir die Veränderungen betrachtet, die einen Nerven treffen, welcher von seinem Centrum getrennt war. Wir wollen nun die Erscheinungen besprechen, welche auftreten, wenn der Nerv noch mit dem Centrum im Zusammenhang ist; als erste Beobachtung ist die von Waller**) anzuführen. Er machte die Beobachtung, dass, wenn die hinteren (sensiblen) Wurzeln zwischen Ganglien und Rückenmark durchschnitten sind, der centrale Abschnitt der Wurzeln degenerirt und nicht der mit dem Ganglion in Verbindung stehende periphere Theil; ferner degenerirt das centrale Ende der motorischen Wurzel nicht. Ueberhaupt degeneriren die centralen Enden durchschnittener Nerven nicht, mit der einzigen Ausnahme, welche eben vorher angegeben worden ist, das ist die bei der hinteren Wurzel, wenn der Schnitt zwischen Ganglien und Rückenmark liegt. Es übt also das Rückenmark auf die motorischen Nerven einen erhaltenden Einfluss aus und das Ganglion auf die sensiblen Nerven. Es degeneriren somit die Nerven nicht, solange sie mit ihrem »Ernahrungscentrum« in Verbindung stehen. Es kommt vor, dass Fasern an beiden Seiten ernährende Centren besitzen; in diesem Falle degenerirt nach der Durchschneidung kein Theil. Joseph***) hat den Waller'schen Versuch am zweiten Spinalnerven der Katze wiederholt. Nach der Durchschneidung der vorderen motorischen Wurzel degenerirt, wie schon Waller gesehen hat, nur der peripherische Theil. Das von Vejas angegebene

*) P. Morat, Influence pseudomotrice des nerfs vasodilatateurs. Arch. d. Physiol. (5.) II. p. 430.

**) Waller, Philos. Transactions. 1850. II. p. 423. Arch. f. Anat. u. Physiol. 1852. S. 392. Nouvelle méthode anatomique pour l'investigation du système nerveux. I. Bonn. 1852.

***) M. Joseph, Zur Physiologie der Spinalganglien. Arch. f. Anat. u. Physiol. 1887. S. 296.

Schwinden des centralen Theiles erklärt er durch dessen Ausreissverfahren. Nach der Durchschneidung der hinteren Wurzeln, peripher vom Ganglion, degenerirt nicht nur der periphere Abschnitt (Waller), sondern auch ein Theil des Ganglions und des centralen Abschnittes der hinteren Wurzel. Nach Durchschneidung der hinteren Wurzel, central vom Ganglion, degenerirt der grösste Theil des centralen Stumpfes, aber ein Theil der Fasern bleibt normal. Andererseits degenerirt ein Theil des Ganglions und ein Theil des peripheren Verlaufes. Hieraus ist zu schliessen, dass ein Theil der Fasern das Ganglion nur durchsetzt und sein trophisches Centrum im Rückenmark hat. Joseph schreibt dem Ganglion keine centrale trophische Function zu, sondern nur eine gewisse Unabhängigkeit vom Rückenmark.

Die durchschnittenen Nerven können sich wiederum vereinigen und ihre vollständige Leitungsfähigkeit wieder gewinnen. Cruikshank*) machte an Eingeweidenerven im Jahre 1776 die Beobachtung, dass sie nach längerer Zeit nach ihrer Durchschneidung zusammengewachsen waren und wieder functionirten. Fontana, Michaelli (siehe die Literatur in Hermann's Handbuch. II. S. 128 ff.) bestätigen wiederholt die Angabe. Seit jener Zeit ist diese Beobachtung in zahllosen Fällen durch die Chirurgen an allen Nervenarten wiederholt worden, so dass es festgestellt ist, dass der Nerv von allen Geweben am leichtesten Continuitätstrennungen durch Verheilung wieder beseitigt. Es können die Nervenenden des durchschnittenen Nerven sogar eine ziemliche Strecke von einander entfernt sein und trotzdem tritt die Verbindung und Leitungsfähigkeit derselben wieder ein. Schiff**) sah nach Monaten bei Lücken von 5 *cm* Länge bei Hunden die Leitung wieder hergestellt. Bei gewöhnlicher Nervendurchschneidung tritt in der zweiten Woche schon wieder die Leitungsfähigkeit ein. Bei sensiblen Nerven stellt sich die Function früher ein als beim motorischen. Vanlair***) beobachtete an Stümpfen durchschnittener Nerven, welche in fremden Geweben, z. B. in Muskeln, eingebettet worden sind, dass dieselben neue Nervenfasern in einer gewissen Länge treiben. Fillaux†) behauptet, dass er mit Vereinigung durch Naht einen N. medianus functionsfähig gemacht hat, nachdem derselbe vier Monate durchschnitten war und in einem zweiten Fall sogar nach 14 Jahren (!), nachdem der peripherische Stumpf degenerirt war. Vanlair††) überzeugte sich, dass ein durchschnittener und

---

*) Cruikshank, Med. facts and observ. VII. Nr. 14. Philos. Transact. 1795. p. 177. Reil's Arch. f. d. Physiol. II. S. 57. 1797.

**) Sein Lehrbuch. S. 128 ff.

***) C. Vanlair, De la dérivation des nerfs. Arch. d. physiol. norm. et pathol. 1885. II. p. 160.

†) Fillaux, Sur deux cas de suture secondaire du nerf median. etc. Compt. rend. XCVIII. p. 1516.

††) C. Vanlair, Sur la persistance de l'aptitude régeneratrice des nerfs. Bull. de l'acad. d. Belg. (3.) XVI. p. 93.

regenerirter Nerv nach der zweiten Durchschneidung wieder regenerirte, so dass das Regenerationsvermögen der Nerven unerschöpflich ist. Die Regeneration erfolgt augenscheinlich unter dem Einfluss des Centrums. Es deutet diese Thatsache darauf hin, dass von den Centren ein Einfluss auf die Nerven geübt wird, durch welche dieselben beständig regenerirt werden und wenn dieser Einfluss mangelt, so mangelt die regenerirende Wirkung und das Nervenstück degenerirt. Auf diese Weise ist die »trophische Wirkung« der Centren zu erklären; welcher Art der Einfluss ist, kann natürlich bis jetzt nicht festgestellt werden. Die Erregbarkeit kehrt mit der Regeneration wieder. Erb, Ziemssen und Weiss*) geben an, dass das Leitungsvermögen früher wiedergewonnen wird als die locale Erregbarkeit; ferner scheint das Leitungsvermögen für die natürliche Erregung am frühesten wieder zu kehren. Duchenne**) fand nämlich, dass in gelähmten Gliedern der Wille zuerst allein motorische Erscheinungen hervorrufen kann. Wir haben gelegentlich der Anführung der Beweise für das doppelsinnige Leitungsvermögen der Nerven schon die Verwachsung von Nerven von verschiedenen Functionsarten unter einander angeführt. Wir wollen hier noch andere Beobachtungen dieser Art anschliessen, nachdem wir bisher die Verwachsung der getrennten Theile eines und desselben Nerven betrachtet haben. Rava***) hat bei verschiedenen Säugethieren über das Zusammenwachsen verschiedener Nerven Versuche angestellt. Er giebt an, dass das centrale Hypoglossusende mit dem peripheren Vagusende zusammengewachsen sei, und dass die Reizung des Hypoglossus-Vagus oberhalb der Narbe Pulsverlangsammung und vorübergehenden Herzstillstand hervorrief. Die centralen Organe konnten somit Organe inerviren, zu welchen sie in normaler Weise in keiner Beziehung stehen. Die Localisation wäre somit nichts feststehendes, sie könnte durch Uebung sich ändern. Schiff†), ferner Reichert††) haben das centrale Vagusende mit dem peripheren Hypoglossusende verheilen lassen; sie haben keine normalen Zungenbewegungen auf der operirten Seite, jedoch rudimentär rhythmische Contractionen, synchron mit der Athmung beobachtet, ferner Mitbewegung beim Schlucken und Erbrechen. Es rührt die Erscheinung von den motorischen Vagusfasern her, die in denen des Hypoglossus ihre Fortsetzung fanden. Stefani†††) versuchte bei jungen Kaninchen

*) Deutsch. Arch. f. klin. Med. IV. S. 579.

**) Duchenne, Traité de l'électrisation lacalisée. 2. éd. Paris. 1861.

***) A. L. Rava, Ueber das Zusammenwachsen der Nerven verschiedener Bestimmungen und verschiedener Functionen. Arch. f. Anat. u. Physiol. 1885. S. 296.

†) M. Schiff, Sur la réunion des nerfs moteurs d'origine et de fonctions différentes. Arch. d. scienc. physiol. et pathol. (3.) XIII. p. 202.

††) E. T. Reichert, Observations on the regeneration of the vagus and hypoglossal nerves. Amer. journ. of med. scienc. 1885. Jan.

†††) A. Stefani, Se possono unirsi fra di loro le superficie centrali delle fibre nervose. Accad. d. Ferrara. 1887.

die centralen Enden zweier durchschnittener Nerven mit einander zu verheilen — zwei Aeste des Plexus axilaris. Es gelang in keinem Falle diese Verheilung durch die Sensibilität des einen Nerven nach seiner Abtrennung vom Centrum zu constatiren. Stefani glaubt, dass wenn das doppelsinnige Leitungsvermögen als feststehend betrachtet wird, daraus folgt, dass centrale Nervenstümpfe mit einander nicht verwachsen können.

Wir wollen, nachdem wir das Verheilen der Nerven nach ihrer Verletzung kennen gelernt haben, eine Beobachtung über das extrauterine Wachsthum derselben anführen. Schiller*) fand am Querschnitt des Oculomotorius bei drei neugeborenen Katzen im Mittel 2943, bei zwei vier Wochen alten 2961, bei einer 16wöchentlichen 3032, bei einer einjährigen 3046 und bei $1\frac{1}{2}$ jährigen 3055. Dass bei den jüngeren Thieren weniger Fasern gefunden wurden, führt er darauf zurück, dass das Zählen der sehr viel feineren Fasern der jungen Thiere schwierig ist und leichter einige übersehen werden können. Er schliesst somit aus seinen Beobachtungen, dass die Oculomotoriusfasern im extrauterinen Leben kaum oder gar nicht an Zahl zunehmen. Forel hebt mit Recht die Bedeutung dieses Fundes hervor, indem es Thatsache zu sein scheint, dass während des Lebens Nervenfasern oder Nervenzellen weder zu Grunde gehen noch regenerirt werden.

Theorien über das Wesen der Nervenerregung.

Früher hat man sich die Fernwirkung der centralen Organe mit Hilfe der Nervenfasern in oft sehr abenteuerlicher Weise zu erklären versucht. Man hatte sich vorgestellt, dass die Nerven nach Art eines Glockenzuges oder einer wellenleitenden Schnur (siehe Hermann's Handbuch II. S. 184) wirke oder dass eine tropfbar flüssige oder elastisch flüssige Substanz das »Nervenfluidum«, »Nervenagens«, »Nervenprincip«, die »Nervengeister«, in den Nerven fortgeleitet werden. Später wurde zuerst von dem Mathematiker Hausen der Gedanke ausgesprochen, dass die Electricität das wirksame Princip der Nerven sei. Seit den Entdeckungen du Bois-Reymond's wurde allerdings nicht von ihm selbst, aber von Anderen der Versuch gemacht, seine Moleculartheorie zur Erklärung der Erregungsleitung der Nerven zu verwenden. Als Pflüger nach seinen Versuchen noch glaubte, dass die Erregung während ihrer Fortpflanzung im Nerven lawinenartig anschwillt (auf die Unrichtigkeit dieser Vorstellung haben wir S. 717ff. hingewiesen) stellte er eine besondere Theorie**) über die Fortpflanzung der Erregung auf, indem er annahm, dass bei der Fortleitung der Er-

*) H. Schiller, Sur le nombre et le calibre de fibres nerveuses du nerf oculomoteur commun chez le chat nouveau-né et chez le chat adulte. Compt. rend. CIX p. 530 und A. Forel, Note sur le travail précédant. Ibid. p. 532.

**) Pflüger's Untersuchungen über die Physiologie des Electrotonus. S. 465. Berlin. 1859.

regung jedes Nervelement im Nachbarelemente selbstständige Spannkräfte auslöst, und auf diese Weise konnte man sich vorstellen, dass die dadurch frei werdenden Kräfte der folgenden Theilchen grosser sind, als die auslösenden der vorhergehenden. Da nun jeder Reiz nur immer einen Bruchtheil der vorhergehenden Spannkräfte auslöst, so schrieb Pflüger den Nervenmoleculen eine elastische Molecularhemmung zu, durch deren Einstellung der Grad der Erregbarkeit, d. i. die Grösse der Spannkräfte, welche ein Reiz auszulösen vermag, bedingt ist. Bernstein*) hat Pflüger's Theorie weiter ausgebildet. Hermann hebt die Schwierigkeiten hervor, die jeder Theorie auf diesem Gebiete entgegenstehen. Er führt an, dass man sich vorstellen könnte, dass durch Spaltungen Kräfte frei werden und dass in den erregten Nerventheilchen diese Spaltung einer gleichsam explosiven Substanz eintritt und den gleichen Vorgang im Nachbarelemente auslöst, so dass der Vorgang in der Nervenleitung dem Abbrennen einer Pulverlinie vergleichbar wäre. Er führt die Möglichkeit an (siehe sein Handbuch II. S. 102 ff.), dass die durch den electromotorischen Gegensatz der erregten und ruhenden Substanz hervorgerufenen Ströme sich durch die ruhende Substanz selbst ausgleichen und in dieser die Erregung hervorrufen; auf diese Weise greife die Erregung in dem Nerven weiter. Er macht jedoch selbst auf die Schwierigkeiten aufmerksam, die dieser Theorie entgegenstehen Hering**) hat versucht, die Erscheinung im Nerven auf »dissimilatorische« und »assimilatorische« Vorgänge zurückzuführen, gerade so wie er es bei den Vorgängen in der Netzhaut gethan hat. Schliesslich hat neuerdings noch Bernstein***) eine Theorie zur Erklärung der Erscheinungen aufgestellt.

Specielle Nervenphysiologie.

In der allgemeinen Nervenphysiologie sind wesentlich die allen Nervenfasern gemeinsamen Eigenschaften besprochen worden. Wir konnten sehr wenige Eigenschaften der Nervenzellen anführen und haben als Grund hiervon angegeben, dass dieselben viel weniger den Experimenten zugänglich sind und daher die Kenntniss der Functionen und Eigenschaften derselben eine geringe ist. Wir haben gesehen, dass alle Nervenfasern die gleiche Function besitzen: die Erregung weiter zu leiten. Dass so verschiedene Leistungen durch dieselben hervorgerufen werden, rührt von der Verschiedenheit der Apparate her, mit welchen diese Nervenfasern in Verbindung stehen. Die einen versetzen

*) Arch. f. d. ges. Physiol. VIII. S. 40.

**) E. Hering, Zur Theorie der Vorgänge in der lebendigen Substanz. Lotos. IX.

***) J Bernstein, Neue Theorie der Erregungsvorgänge und electrischen Erscheinungen in den Nerven- und Muskelfasern. Unters. a d. physiol. Instit. d. Univers. Halle. I. S. 27.

Apparate, die an der Peripherie sich befinden z. B. Muskel, Drüsen in Thätigkeit; sie werden also wesentlich die Erregung immer nur nach der Peripherie leiten, während an ihrem centralen Ende die Erregungsursache, das motorische, etc. Centrum sich befindet. Andere Nervenfasern rufen wieder eine besondere Erscheinung im Centrum hervor z. B. die Empfindung; solche Nervenfasern werden an der Peripherie erregt und leiten die Erregung im lebenden Körper während ihrer Thätigkeit nur nach den Centren. Also durch die Apparate, mit welchen die Nerven in Verbindung sind, werden die verschiedenen Leistungen bedingt und dadurch auch die verschiedenen Arten, in welche wir die Nerven eintheilen Wir besitzen zahlreiche Methoden, um die normalen Functionen der Nerven und der Nervencentren zu erforschen; es sind wesentlich folgende. Man stört die Functionsfähigkeit der Nerven, also durch Unterbindung oder Ausschneidung eines Nervenstückes, Durchschneidung des Nerven u. s. f. und beobachtet, welche Functionen am Thierkörper in Folge davon verschwinden oder welche Degenerationen im Verlaufe der Nervenbahn auftreten. Ausser der Aufhebung der Function der Nervenfasern wendet man auch die Reizung derselben an, indem entweder der eine oder der andere Stumpf des durchschnittenen Nerven sofort nach der Durchschneidung erregt wird oder erst längere Zeit nach derselben, nachdem schon Degenerationen in Folge der Durchschneidung aufgetreten sind, oder endlich man erregt den in seiner Continuität vollständig unversehrten Nerven direct im Körper und es können hierbei alle Reizmittel angewendet werden, die wir in der allgemeinen Nervenphysiologie (s. S. 674 ff.) kennen gelernt haben. Ganz ähnlich sind die Methoden, die wir verwenden, um die Functionen der Nervencentren kennen zu lernen. Wir nehmen die Zerstörung des zu untersuchenden Centrums vor, beobachten, welche Functionen im Körper verschwinden, welche Degenerationen auftreten; ferner sehen wir, welche Erscheinungen bei Reizung der Centren durch die verschiedensten Reizmittel, auch durch Gifte, auftreten. Hierbei ist zu bemerken, dass die Nervencentren sehr viel empfindlicher sind gegenüber Circulationsstörungen als die Nerven und daher sehr häufig die Unterbrechung oder Verhinderung der Circulation u. s. w. benutzt wird, um die Nervencentren zu erregen. Ja sogar die Veränderung der Temperatur des in die Centren einströmenden Blutes wirkt auf die Thätigkeit dieser Centren verändernd ein; endlich werden noch die bei pathologischen Processen auftretenden Erscheinungen mit in den Beobachtungskreis einbezogen. Durch alle diese Methoden ist es festgestellt, dass es zweierlei Nervenfasern giebt, solche, in denen die Erregung normaler Weise immer nur centralwärts gegen die Nervencentren fliesst, diese Nerven sind als centripetale Nerven bezeichnet worden, und solche, in welchen die Erregung immer nach der Peripherie, von dem Nervencentrum weg, fliesst, und diese sind als centrifugale Nerven bezeichnet worden.

Die centripetalen Nerven zerfallen in zwei Abtheilungen; in die

erste werden die sensiblen (sensorischen, sensitiven) Nerven gerechnet, es sind diejenigen Nerven, welche eine Empfindung, also eine vollständig subjective Erscheinung hervorrufen; es gehören zu denselben alle Sinnesnerven. Die zweite bilden die Reflexfasern; es sind solche, deren Erregung im Centrum sofort auf eine centrifugale Faser übergeleitet, also »reflectirt« wird, und bei welchen es ungewiss ist, ob ihre Erregung eine Empfindung hervorruft. Um sich zu überzeugen, ob eine Faser eine centripetale empfindungserregende oder reflexerregende ist, untersucht man, ob die Durchschneidung dieser Fasern das Zustandekommen der Empfindung oder des Reflexes verhindert; man untersucht daher, ob das Verbreitungsgebiet dieses Nerven nach seiner Durchschneidung unempfindlich geworden ist, ferner ob die Erregung des centralen Stumpfes Empfindung z. B. Schmerz hervorruft oder ob bei Reflexfasern die Reizung des centralen Stumpfes die entsprechende Reflexerscheinung erzeugt.

Es ist hier die merkwürdige Erscheinung ins Auge zu fassen, dass, wie man wiederholt bei Experimenten und bei pathologischen Beobachtungen zu sehen Gelegenheit hatte, auch motorische Störungen nach Durchschneidung rein sensibler Nervenfasern auftreten können. Nach der Durchschneidung der hinteren Spinalwurzeln*) treten Bewegungsstörungen auf, welche darauf zurückgeführt werden, dass die Haut- und Muskelempfindung fehlt und in Folge dessen die Bewegungen, indem die Thiere gleichsam von der Existenz des zu bewegenden Theiles nichts mehr erfahren, sehr mangelhaft und unsicher werden. Bei Kaninchen beobachtete Filehne**), dass die Ohrmuschel sofort zurücksinkt, wenn der Trigeminus der betreffenden Seite in der Schädelhöhle durchschnitten wird, ein Nerv, in welchem die motorischen Fasern für die Ohrmuskeln des Kaninchens nicht verlaufen. Wenn eine Gesichtshälfte bei unversehrten Thieren gekraut wird, so richtet sich die Ohrmuschel dieser Seite auf, so dass also die sensible Erregung die Inervation der Ohrmuskeln hervorruft; es bestehen diese Erscheinungen auch nach der Exstirpation des Grosshirnes fort, durch dieselbe wird die tonische Haltung der Ohrmuschel nicht aufgehoben. Die Erscheinung ist somit als Reflextonus aufzufassen, geradeso wie der Brondgeest'sche Tonus (s. unten Kapitel Rückenmark). Exner***) hat mit dem Kehlkopfspiegel von Polansky und Schindelka während der Durchschneidung des Nervus laryngeus superior das Kehlkopfinnere beobachtet und gesehen, dass das Stimmband der operirten Seite sofort nach der Durchschneidung in Cadaverstellung übergeht und in derselben bleibt, also gelähmt ist. Es ist hier eine Lähmung eingetreten, trotzdem kein motorischer Nerv durchschnitten worden ist. Exner erklärt die Erscheinung in folgender Weise: nach der Durchschneidung des Nervus laryngeus superior fallen alle sensorischen Functionen weg, kein Bewegungsimpuls erzeugt die zugehörigen Bewegungsempfindungen, daher leidet die Bewegung selbst, es ist der höchste Grad der Ataxie. Auch an Menschen beobachtete man ähnliche Erscheinungen; solche Leute, bei welchen die sensoriellen Functionen einer oberen Extremität ver-

---

*) S. auch D. Baldi, Effetti della recisione delle radici posteriori sui movimenti. Sperimentale. 1885. Sept.

**) W. Filehne, Trigeminus und Gesichtsausdruck. Arch. f. Anat. u. Physiol. 1886. S. 432.

***) Sigmund Exner, Ein physiologisches Paradoxon, betreffend die Inervation des Kehlkopfes. Cbl. f. Physiol. III. S. 115.

loren gegangen sind, konnen mit geschlossenen Augen nicht mehr die Faust ballen, den Arm heben oder einen Gegenstand halten.

Die centrifugalen Nerven zerfallen ebenfalls in mehrere Abtheilungen. Zu denselben gehören die motorischen Nerven, welche zu den Muskeln führen, dann die secretorischen Nerven, welche zu den Drüsen führen, die Hemmungsnerven (Ed. Weber), von welchen wir als Beispiel den Nervus vagus anführen wollen. Wird er durchschnitten und sein peripherer Stumpf gereizt, so bleibt das Herz stille stehen; man bezeichnet diese Erscheinung passend als Hemmung. Auch bei den centrifugalen Nerven kann man sich am einfachsten nach der Durchschneidung derselben durch Reizung des peripheren Stumpfes von ihrer Wirkung überzeugen, indem entweder ein Muskel in Contraction oder eine Drüse in Thätigkeit u. s. w. versetzt wird. Die vierte Abtheilung der centrifugalen Nerven bilden die sogenannten trophischen Nerven.

Trophische Nerven. Als trophische Nerven werden solche bezeichnet, durch deren Einfluss die normale Ernährung und das normale Wachsthum der Organe vor sich gehen soll. Wenn dieser Einfluss beseitigt wird, so tritt anomale Ernährung ein: die Folge davon ist gewöhnlich Atrophie der Organe oder Nekrose oder Hypertrophie, es können sogar entzündliche Vorgange in der verschiedensten Form sich als Folge einstellen. Wahrscheinlich sind es Nervenfasern wie alle übrigen; in ihnen wird derselbe Vorgang, die Erregung, fortgeleitet, nur die Art der Verbindung derselben mit den Organen und die Art der Nervencentren, mit welchen sie verbunden sind, bedingt ihre characteristische Leistung. Es sollen alle Organe mit trophischen Nerven versehen sein, Muskeln, Drüsen, Bindegewebe, Knochen u. s. w.; das ganze centrale Nervensystem soll trophische Wirkung äussern.

Wenn die Organe von den Nerven beeinflusst werden sollen, so müssen wir voraussetzen, dass die Zellen, die die Organe bilden, selbst direct mit den Nerven in Verbindung stehen. In den Muskeln und Drüsen finden sich zahlreiche Nerven, und man kann sich vorstellen, dass unter diesen »trophische Fasern« sich befinden; aber im Bindegewebe hat man bis vor Kurzem nur sensible Fasern mit besonderen Endorganen gekannt. Nachdem es schon längst bekannt war, dass d e Bewegungen der Pigmentzellen in der Haut von verschiedenen Thieren, und zwar von Amphibien und Fischen vom Centralnervensystem beeinflusst werden — eingehend untersucht ist der dadurch bedingte Farbenwechsel in der Haut des Chamäleons (s. Brücke's Vorlesungen über Physiologie. I. S. 440 ff.) — sind erst in neuerer Zeit Beobachtungen bekannt geworden, durch welche der Zusammenhang der Pigmentzellen mit Nervenfasern festgestellt worden ist. Ehrmann hat vor mehreren Jahren in der Haut des Frosches den Zusammenhang von Nerven und Pigmentzellen erwiesen, wobei natürlich bemerkt werden muss, dass diese Nerven motorische sind, denn sie bringen Formveränderungen dieser Pigmentzellen bei ihrer Reizung zu Stande. Es sind aber diese Beobachtungen die Vorläufer derjenigen, durch welche der Zusammenhang von wirklichen Bindegewebszellen mit Nervenfasern gezeigt worden ist. Kühne fand, dass die Hornhautkörperchen mit den Hornhautnerven in Verbindung stehen und Königstein hat diese Beobachtung bestätigt und über alle Zweifel erhoben; er fand nach Auflösung der Hornhautgrundsubstanz die Hornhautkörperchen an den

Nervenästchen hängen und konnte dieselben flottiren lassen, ohne dass sich dieselben von den Nerven entfernten. Hoffmann*) beobachtete am Mesenterium und in der Magenserosa des Frosches ganz das Gleiche. Er konnte bei gelungener Goldfärbung den Zusammenhang der Gewebskörperchen mit den Nerven beobachten, und es ist kein Zweifel, dass diese Bindegewebskörperchen mit Nerven in Verbindung sind; er machte seine Beobachtungen an erwachsenen Thieren. Vor ihm ist Aehnliches schon bei Larven von Batrachiern von Lawdowsky, ferner von Calberla gesehen worden. Er beobachtete ferner, dass die Zellen, welche die Stomata in den serösen Häuten umgeben mit Nervenfasern in Verbindung sind. Bezüglich der letzteren Beobachtung macht Sigmund Exner mit Recht (Cbl. f. Physiol. I. S. 498) die Bemerkung, dass man bei diesen die Stomazellen versehenden Nerven motorische Function vermuthen kann, da möglicherweise durch diese Zellen die Communication zwischen der serosen Höhle und den Lymphwegen beeinflusst wird. Es lässt sich dasselbe aber auch bezüglich der Bindegewebs- und Hornhautkörperchen vermuthen; geradeso wie die Pigmentzelle, welche von den Nerven inervirt wird, in Folge des Nervenreizes ihre Fortsätze einzieht, kann möglicherweise auch die Bindegewebszelle, in Folge von Nervenreiz, ihre Fortsätze verkürzen, sie kann also contractil sein und das Volumen der Organe, die Füllung derselben mit Lymphe, die Weite der interstitiellen Lymphräume beeinflussen Es würden somit auch diese Nerven der Bindegewebskörperchen sowie die der Pigmentzellen motorische sein. Schliesslich muss zugegeben werden, dass nach histologischen Beobachtungen es möglich ist, dass die Zellen aller Organe mit Nerven in Zusammenhang sind und also auch trophischer Einfluss von Seite des Nervensystems auf die Zellen stattfinden kann. Wir wollen nun zu den Thatsachen übergehen, welche durch das Experiment und durch die pathologische Forschung gewonnen worden sind und die für das Dasein trophischer Nerven sprechen sollen; es muss hierbei bemerkt werden, dass weniger die Physiologen als die Kliniker zur Erklärung gewisser Erscheinungen trophische Nerven annehmen. Nicht alle Ernährungs-, Wachsthumstörungen u. s. w. sind auf den Wegfall der Wirkungen trophischer Nerven zurückzuführen; sicher muss ausgeschlossen werden die Muskelatrophie in Folge der Unthätigkeit, ob hierbei nun die Muskeln mit Nerven in Zusammenhang sind oder nicht, es ist dies gleichgültig, unthätige Muskeln degeneriren. Wenn z. B. die motorischen Nerven durchschnitten sind, so treten zunächst veränderte Reactionen der Muskel gegenüber electrischer Reizung ein, ferner nach den Beobachtungen von Schiff und Brown-Séquard die sogenannten Lähmungsoscilationen, endlich beginnt nach zwei Wochen etwa der von dem durchschnittenen Nerven versorgte Muskel zu atrophiren, und schliesslich verschwindet die contractile Substanz ganz. Ebenso ist hierher zu rechnen die Atrophie der Drüsen, deren Nerven durchschnitten worden sind. Bernard**), Bidder***) und Heidenhain†) haben den Einfluss der Nervendurchschneidung bei der Glandula submaxillaris des Hundes untersucht. Einige Wochen schon nach der Durchschneidung der Drüsennerven, des Drüsenastes des Nervus lingualis vom Halssympathicus, ist die Drüse schon sehr stark verkleinert, ihre Consistenz geringer u. s. w. Vielleicht können die Versuche von

*) E. F. Hoffmann, Ueber den Zusammenhang von Nerven mit Bindegewebskörperchen und mit Stomata des Peritoneums nebst einigen Bemerkungen über das Verhalten der Nerven in dem letzteren. Sitzungsber. der Wiener Acad. 3. Abth. XCV. 21. April 1887.

**) Cl. Bernard, Journ. d. l'anat. et d. l. physiol. I. p. 507.

***) Bidder, Arch. f. Anat. und Physiol. 1867. S. 25.

†) Heidenhain, Studien des physiologischen Institutes zu Breslau. IV. S. 77.

Obolensky*) hierher gerechnet werden, welcher eine von Nélaton am Menschen gemachte Beobachtung experimentell bestätigte. Wenn bei Hunden und Kaninchen aus dem Nervus spermaticus im Samenstrange ein Stückchen excidirt wird, so wird nach einigen Wochen der entnervte Hode allmählich kleiner, bis er nach vier Monaten vollständig atrophisch ist und vom Samenstrang kaum mehr unterschieden werden kann. Derselbe Verfasser beobachtete an einer Leiche eines vierzigjährigen Mannes, bei welcher der rechte Hode im Vergleich zum linken stark atrophisch war, dass die Fasern des Nervus spermaticus degenerirt waren und im Conus medullaris ein Erweichungsherd sich befand. Es ist in diesem Falle möglich, auch an die Wirkung von vasomotorischen Nerven zu denken. Es müssen nämlich auch diejenigen Veränderungen, welche nach der Storung der Function vasomotorischer Nerven eintreten, von denen geschieden werden, die als Folgen von Durchschneidung trophischer Nerven angesehen werden; dahin dürften zu rechnen sein die Atrophien der Kämme von Hühnern und Truthähnen nach Verletzung der entsprechenden Gefässnerven. Legros**) beobachtete nach der Exstirpation des oberen Cervicalganglions an einem jungen Hahne, dass der Kamm der entsprechenden Seite allmählich atrophisch wurde. Schiff***) hat die für die Fleischlappen der Kehle von Truthähnen bestimmten Nerven durchschnitten und beobachtet, dass die Lappen nach einigen Wochen atrophiren. Jegorrow†) hat in neuerer Zeit die Inervation der Blutgefässe dei Hautlappen am Kopfe näher untersucht. Auch die Folgen der Durchschneidung des Halssympathicus können nicht als diejenigen der Ausschaltung trophischer Nerven betrachtet werden, da bei dieser Operation auch die vasomotorischen Nerven durchschnitten werden. Ein Theil der Beobachter konnte nach der Durchschneidung eines Halssympathicus bei sehr jungen Thieren selbst nach längerer Zeit anf der Seite des durchschnittenen Sympathicus kein stärkeres Wachsthum als auf der Seite des undurchschnittenen Nerven beobachten. Dagegen fanden andere, dass bei jungen Kaninchen und Hunden ein beträchtlicheres Wachsthum der Ohren der operirten Seite stattfindet. Schiff beobachtete, dass der Haarwuchs auf der Seite des durchtrennten Sympathicus ein rascherer sei. Sigmund Mayer††) hatte bei einem erwachsenen Kaninchen gleichzeitig beide Ohren mit Calciumsulphhydrat vollständig enthaart und auf der einen Seite Stücke aus dem Halssympathicus und dem Nervus auricularis magnus excidirt. Nach 1 1/2 bis 2 Monaten waren die Haare auf der entnervten Seite über das ganze Ohr verbreitet und hatten eine Länge von ca 2 *mm* erreicht; auf der gesunden Seite hatte sich nur dem Verlaufe der mittleren Arterie entsprechend ein deutlicher Haarstreifen entwickelt. Brown-Séquard beobachtete beim Meerschweinchen, dass nach beiderseitiger Durchschneidung des Sympathicus das Gehirn nach 18 Monaten viel weniger voluminös war, als bei unversehrten Thieren desselben Alters. Nach einseitiger Durchschneidung war das Gehirn auf der Seite des durchschnittenen Nerven deutlich atrophisch. Vulpian†††) fand unter mehreren Versuchen nur bei einem eine Verminderung des Hirnvolumens auf Seite der Nervendurchschneidung. Joseph*†)

*) Obolensky, Cbl. f. d. med. Wiss 1867. S. 497.

**) Legros, Des nerfs vasomoteurs. Paris. 1873.

***) Schiff, Leçons sur la physiologie de la digeston rédigées par Emile Levier. II. p. 539. Florenz und Turin 1867.

†) J. Jegorrow, Ueber die Beziehungen des Sympathicus zum Kopfschmuck der Vögel. Cbl. f. d. med. Wiss. 1889.

††) Hermann's Handbuch d. Physiol. II. S. 205.

†††) Vulpian, Leçons sur l'appareil vasomoteur etc. II. p. 397.

*†) M. Joseph, Beiträge zur Lehre von den trophischen Nerven. Arch. f. pathol. Anat. CVII. S. 119.

sah bei Katzen nach der Resection des zweiten Spinalganglions am Kopfe im Bereiche des zweiten Spinalnerven kahle Stellen auftreten, ebenso auch im Bereiche des Frontalastes des Trigeminus. Er konnte weder Entzündung noch Mikroorganismen beobachten, ebenso waren alle traumatischen Einwirkungen fern gehalten worden; es konnte keine erhebliche Sensibilitätsstörung nachgewiesen werden, und er sieht daher die Erscheinung als einen Beweis für die Existenz trophischer Nerven an. Samuel*) fand bei der Wiederholung der Versuche Josephs nach der Resection des zweiten Spinalganglions, dass der Haarausfall keine directe Folge des Nervendefectes, sondern die Begleitung einer durch denselben bedingten Entzündung sei, es tritt schnell Wiederbehaarung ein. Dem gegenüber hält Joseph**) seine Deutung vollständig aufrecht. Auch verschiedene Kliniker haben ähnliche Beobachtungen gemacht; so beschrieb eine solche Pontoppidan***). Vor Kurzem schien es, als ob der Nachweis trophischer Nervenfasern für Muskeln, und zwar für Kehlkopfmuskeln, gelungen wäre. Möller†) beobachtete nach der Durchschneidung des Laryngeus superior des Pferdes, eines vollständig sensiblen Nerven, — die Reizung des peripheren Stumpfes des durchschnittenen Nerven ruft nicht die geringste Bewegung der Kehlkopfmuskel hervor — Atrophie der Muskeln des Kehlkopfes auf der Seite des durchschnittenen Nerven und von mehreren Beobachtern ist dieselbe Erscheinung gesehen worden††). Da hier ein rein sensibler Nerv durchschnitten worden ist, der mit dem nach der Durchschneidung atrophisch gewordenen Muskel direct nichts zu thun hat, so schloss Moller, dass im Laryngeus superior die zu den entsprechenden Kehlkopfmuskeln ziehenden trophischen Fasern durchschnitten worden seien. Exner†††) konnte mit Hilfe des von Polansky und Schindelka für Pferde construirten Kehlkopfspiegels während und nach der Durchschneidung bei Pferden den Kehlkopf beobachten und sehen, dass das Stimmband der operirten Seite sofort nach der Operation gelähmt ist, trotzdem kein motorischer Nerv durchschnitten worden ist. Das Stimmband bleibt gelähmt und es tritt die Atrophie offenbar in Folge dieser Lähmung ein. Wir haben Seite 747 die Erklärung, welche Exner mit Recht für die Erscheinung giebt, angeführt. Mit dem Fortfall der Sensibilität bleibt der Bewegungsimpuls für die betreffende Kehlkopfseite weg. Wir haben auch ähnliche motorische Störungen nach der Durchschneidung anderer sensibler Nerven auf S. 747 angeführt; diese Thatsache ist ausserdem von den Klinikern sehr oft in pathologischen Fällen beobachtet worden. Es können nach der Durchschneidung sensibler Nerven auch noch andere scheinbar trophische Erscheinungen auftreten. Zuerst hat Magendie beobachtet, dass nach der Durchtrennung des Nervus trigeminus in der Schädelhöhle eine Trübung der

---

*) S. Samuel, Ueber Dr. Max Joseph's »atrophischen Haarausfall«. Arch. f. pathol. Anat. CXIV. S. 378.

**) M. Joseph, Richtigstellung der von Herrn Prof. Dr. S. Samuel gegen meine Versuche über »atrophischen Haarausfall« erhobenen Einwände. Ebendaselbst. CXIV. S. 548.

***) Pontoppidan, Ein Fall von Alopecia areata nach Operation am Halse. Monatsschrift f. prakt. Dermatolog. VIII. S. 51.

†) H. Möller, Das Kehlkopfpfeifen des Pferdes, Stuttgart 1888.

††) Munk und seine Schüler leugnen auf Grund ihrer Versuche (s. Cbl. f. Physiol. IV. S. 737), dass nach der Durchschneidung des Laryngens superior Atrophie eintrete; worin der Grund der Verschiedenheit der Resultate der Experimente liegt, ist nicht aufgeklärt.

†††) Sigmund Exner, Ein physiologisches Paradoxon, betreffend die Innervation des Kehlkopfes. Cbl. f. Physiol. III. S. 115.

Hornhaut beginnt, welche zu einer vollständigen eiterigen Zerstörung des ganzen Bulbus fortschreitet, so dass augenscheinlich Veränderungen im Auge auftreten, die auf eine tiefgreifende Störung der Ernährung des Organes hinzudeuten scheinen. Ferner tritt nach dieser Trigeminusdurchschneidung Geschwürbildung an den Lippen, der Schleimhaut der Mundhöhle und des Gaumens auf. Es hat sich herausgestellt, dass alle diese Erscheinungen (s. unten Kapitel Gehirnnerven Trigeminus) nur die Folge des Verlustes der Sensibilität sind, das Auge, die Lippen u. s. w. sind empfindungslos, und auf diese Organe ausgeübte Traumen werden von den Thieren nicht wahrgenommen und nicht ferngehalten. Werden die Organe entsprechend geschützt, so treten diese Veränderungen nicht ein. Man hat also sofort den Schluss gezogen, dass für diese Organe keine trophischen Fasern im Trigeminus verlaufen. Nun hat man jedoch behauptet, dass die Versuche zu diesem Schlusse direct nicht berechtigen, da eine verminderte Widerstandsfähigkeit des Auges nach der Durchschneidung des Trigeminus dennoch zugegen sein soll. Es ist aber auch diese Behauptung widerlegt worden, indem man gezeigt hat, dass auf der Seite des durchschnittenen Trigeminus gegen die Organe ausgeübte Insulte genau dieselben Folgen haben wie auf der gesunden Seite; es ist somit die Annahme trophischer Fasern im Verlaufe des Trigeminus nicht mehr nothwendig. Man hat ferner nach der doppelseitigen Durchschneidung des Vagus am Halse tiefgreifende Veränderungen der Lungen eintreten sehen, welche schliesslich zum Tode führen. Es hat sich hierbei ebenfalls herausgestellt, dass es Lähmungen des Kehlkopfes sind, welche das Eintreten von Speisen in die Luftröhre und in die Lungen ermöglichen, wodurch eine »Fremdkörperpneumonie« hervorgerufen wird. Sehr unsicher sind die Schlüsse, welche aus jenen Beobachtungen gezogen werden können, die nach der Durchschneidung gemischter Nerven angestellt worden sind, da in solchen Nerven vasomotorische, sensible, motorische Nerven u. s. w. neben einander vorhanden sind, und alle diese Nerven, wie wir eben vorher gesehen haben, auf den normalen Ernährungszustand der Gewebe Einfluss haben. Sollen daher Erscheinungen, die auf die Leitungsunterbrechung solcher Nerven folgen, auf den Wegfall der Wirkung trophischer Nerven bezogen werden, so müssen die Wirkungen der Durchschneidung der eben angeführten Nerven von der jener vollständig getrennt werden. Es wurde beobachtet, dass nach der Durchschneidung des Nervus ischiadicus sehr häufig Ulcerationen an den Endgliedern der Extremitäten auftreten. Gley und Mathieu*) konnten nach anhaltenden Nervenreizungen (Einführung eines Salzdochtes durch den Ischiadicus bei Hunden) ausser der gewöhnlichen Degeneration und den entsprechenden Muskelveränderungen keine trophischen Störungen sicher constatiren. Die Folgen, welche nach der Durchschneidung sämmtlicher zu einer Extremität ziehenden Nerven eintreten, sind von Mantegazza, Schiff und Vulpian untersucht worden. Sie fanden bei verschiedenen Thieren Einfluss der Nervendurchschneidung auf die Knochen. Dieselben sind nach Schiff's Beobachtungen nach drei bis sechs Monaten weniger voluminös als auf der gesunden Seite, das Periost ist verdickt. Auch Kassowitz hat ähnliche Beobachtungen gemacht. Wenn bei jungen Thieren die Nerven durchschnitten worden sind, so treten Verkrümmungen der Knochen ein und stellenweise Verdickungen und Hypertrophie derselben. Aehnliche Beobachtungen machten Vulpian**) und Philipeaux. Joseph***) fand, dass, wenn er bei Fröschen

*) E. Gley et A. Mathieu, Note sur quelques troubles trophiques causés par »l'irritation« du nerf sciatique. Arch. d. physiol. norm. et pathol. 1888. I. p. 137.

**) Vulpian, Leçons sur l'appareil vasomoteur (Physiol. et Patholog.) tome second, pag. 352. Paris 1875.

***) Joseph, Cbl. f. d. med. Wiss. 1871. S. 721. Arch. f. Anat. u. Physiol. 1872. S. 206.

die eine hintere Extremität versehenden Nerven durchschnitten und beide hintere Extremitäten so eingegipst hatte, dass sie vollständig unbeweglich waren, kein Unterschied zwischen der Extremität mit durchschnittenen Nerven und der unverletzten zu finden war. Aehnliche Versuche hat Schulz*) ausgeführt. Noch viel weniger lassen sich die Folgeerscheinungen pathologischer Veränderungen der verschiedenen Theile des Nervensystems zur Entscheidung der Frage über die Existenz trophischer Nerven benutzen. Man hat bei neuralgischen Affectionen Veränderungen im Haarwuchs, in der Haut, im Fettpolster, ferner verschiedene entzündliche Erscheinungen beobachtet: Erythem, Herpes u. s. w.; ebensolche Beobachtungen sind gemacht worden in anästhetischen Bezirken; auch nach peripherischen Lähmungen sind Veränderungen an der Haut, besonders Atrophie beobachtet, dann Neigung zu Decubitus und Ulceration. Viel weniger leicht treten Erkrankungen nach Verletzung des Rückenmarkes auf, obwohl auch bei solchen ähnliche Erscheinungen, wie nach Verletzung peripherischer Nerven, angetroffen worden sind; besonders wird auf den ungemein raschen Eintritt von Decubitus nach schweren traumatischen Läsionen hingewiesen. Auch cerebrale Affectionen haben öfter ähnliche Folgen.

Aus allem bisher Angeführten können wir auch heute noch feststellen, dass die Frage nach dem Dasein trophischer Nerven vollständig unentschieden ist.

So lange die Erregung sich in der Nervenfaser befindet, so ist dieselbe nach dem Gesetze der isolirten Leitung (siehe S. 721) auf diese Faser beschränkt, sie kann auf keine nachbarliche übergreifen. In den Nervencentren aber kann eine Erregung von einem Endapparate des Centralorganes nach einem anderen Apparate des Centralorganes übertragen werden. Eine solche Uebertragungserscheinung ist die Mitempfindung**). Wenn die Erregung in einem sensiblen Nerven zum Centralorgan kommt, so ruft sie eine dem Endapparate, mit welchem der sensible Nerv in Verbindung ist, entsprechende Empfindung hervor. Es kann aber geschehen, dass nicht blos die für diesen Endapparat, also den entsprechenden Nerven charakteristische Empfindung hervorgerufen wird, sondern auch Empfindungen, welche durch andere, in der Regel benachbarte Nerven hervorgerufen werden können. Wir müssen hierbei uns vorstellen, dass von den Endapparaten, welche zuerst die Erregung aufgenommen haben, dieselbe sich auf andere, also zunächst nachbarliche Endapparate fortgepflanzt und sie gerade so erregt habe, wie sie von den ihnen selbst zugehörigen Nerven in Erregung versetzt werden.

Der Nervus vagus giebt einen Ramus auricularis zum äussern Gehörgang. Wenn nun durch irgend einen Gegenstand der äussere Gehörgang z. B. mit einem Federbart u. s. w. in der Tiefe gereizt wird, so spürt man allerdings zuerst den Fremdkorper im äusseren Gehörgang, bald aber gesellt sich zu dieser Empfindung das Gefühl von Kitzeln im Kehlkopfe hinzu, und es dauert nicht lange, so tritt der Husten ein. Es ist daher die Erregung von den sensiblen Nerven, welche vom äusseren Gehörgang ins Centralorgan ziehen, in demselben auf die Endapparate der sensiblen

*) H. Schulz, Cbl. f. d. med. Wiss. 1873. S. 708.

**) Vergl. H. Quincke, Ueber Mitempfindung und verwandte Vorgänge; Zeitschr. f. klin. Med. XVII, 5.

Nerven des Kehlkopfes, des Nervus laryngeus superior übertragen worden, und es ist Mitempfindung des Laryngeus superior eingetreten.

Auf der Ausbreitung der motorischen Impulse von bestimmten Endapparaten im Centralorgan auf andere, besonders nachbarliche, beruht die Erscheinung der Mitbewegung.

Bei weniger geübten wird z. B., wenn ein Finger einer Hand allein bewegt werden soll, häufig auch der eine oder andere Nachbarfinger mitbewegt, eine Erfahrung die jeder gemacht haben wird, der das Klavierspiel erlernt hat. Es ist also der motorische Impuls nicht nur auf den Centralapparat, durch welchen ein bestimmter Finger bewegt werden soll, beschränkt geblieben, sondern es ist die Erregung auch noch auf nachbarliche Apparate übergegangen, und dadurch ist die sogenannte Mitbewegung nachbarlicher Finger eingetreten.

Sowohl bei der Mitempfindung als auch bei der Mitbewegung sind die Ursachen unwillkürliche.

Zu den einfachsten Leistungen der Nervencentren zählen die sogenannten reflectorischen Leistungen. Bei diesen wird die Erregung, welche auf einer centripetalen Nervenfaser zum Nervencentrum gelangt ist, in diesem auf eine centrifugale Bahn übertragen. Wir müssen sagen, dass alle centripetalen Nervenfasern, geradeso wie alle centrifugalen an solchen reflectorischen Erscheinungen theilnehmen können. Es wird auf diesem Wege nicht nur ein Muskel reflectorisch zur Contraction veranlasst, also eine Reflexbewegung hervorgerufen, sondern es wird ebensogut eine Reflexabsonderung erzeugt werden können. Endlich werden wir auch noch sogenannte Reflexhemmungen kennen lernen. Längst sind die Reflexbewegungen bekannt. Wenn man z. B. die Bindehaut des Auges berührt, so werden unwillkürlich auf reflectorischem Wege die Augenlider geschlossen. Wenn ein fremder Körper in die Luftröhre gelangt, so werden reflectorisch Hustenstösse, also heftige Respirationsbewegungen unwillkürlich ausgelöst, durch welche der Körper entfernt wird u. s. w. In beiden Fällen werden sensible Nerven gereizt und im Centrum werden die Erregungen der sensiblen Nerven auf motorische Bahnen übergeleitet. Eine ganze Reihe der wichtigsten Functionen des Körpers kommen auf reflectorischem Wege zu Stande. Unter den Reflexerscheinungen sind die Reflexbewegungen schon in den ältesten Zeiten bekannt gewesen und sie sind auch am eingehendsten untersucht worden*). So waren schon Galen die durch Beleuchtung entstehenden reflectorischen Bewegungen der Pupille bekannt. Descartes**), Swammerdamm***), Willis†) haben gewusst, dass die reflectorischen Bewegungen an Menschen und Thieren ohne

---

*) Siehe die Geschichte der Reflexerscheinungen bei Eckhard in Hermann's Handbuch, II, 2, S. 25 und C. Eckhard, Geschichte der Entwicklung der Lehre von den Reflexerscheinungen, Eckhard's Beiträge zur Anatomie und Physiologie, IX. S. 29.

**) Descartes, siehe Arnold, die Lehre von den Reflexbewegungen. 1842.

***) Swammerdamm, Bibel der Natur, Leipzig 1752.

†) Thomae Willis, Opera omnia cap. XVIII. Genevae 1690.

Betheiligung des Bewusstseins vor sich gehen. Redi und Boyle machten die Beobachtung, dass auch bei geköpften Kaltblütern auf Hautreize Reflexbewegungen eintreten. Hales und Whytt*) zeigten, dass beim geköpften Frosche nach der Zerstörung des Rückenmarkes die Reflexbewegungen aufhören. Prochaska**) und Marshall Hall***) haben zahlreiche Versuche in diesem Gebiete angestellt. Endlich giebt zuerst Grainger†) an, dass für die Untersuchung der Reflexe im Rückenmark die graue Substanz nothwendig ist. Wie wir später sehen werden, finden im Körper zahlreiche reflectorische Vorgänge fortwährend statt. Wir wollen aber zunächst nur diejenigen betrachten, welche wir künstlich hervorrufen können. Wir können hierbei verschiedene Mittel und selbstverständlich nur solche, welche Nervenreizung hervorrufen, anwenden; es handelt sich dabei um die Reizung eines centripetal leitenden, in der Regel eines sensiblen Nerven, durch welche irgend welche reflectorischen Vorgänge, in der Regel Reflexbewegungen, hervorgerufen werden Es können hierzu elektrische Reize benutzt werden, und wir haben seiner Zeit (siehe S. 702) in der allgemeinen Nervenphysiologie die Reizung centripetal leitender Nerven durch den constanten Strom kennen gelernt, bei welchem mit Hilfe der reflectorisch erregten Muskelcontraction die Erregungsgesetze der Nerven für den electrischen Strom auch an centripetal leitenden Nerven nachgewiesen wurde.

Es haben Setschenow††), Tarchanow†††) am Stamme des Nervus ischiadicus des Frosches reflectorische Wirkungen erhalten, bei Schliessung und Oeffnung der constanten Ströme, und zwar entweder einzelne reflectorische Zuckungen oder geordnete reflectorische Bewegungen. Wenn die Stärke der Strome allmählich gesteigert wird, so treten keine reflectorischen Bewegungen ein. Viel leichter treten reflectorische Bewegungen ein, wenn häufig Unterbrechungen des constanten Stromes hervorgerufen werden; so kann man durch einzelne schwache Ströme keine reflectorischen Zuckungen erhalten, wenn sie sich aber häufig wiederholen, treten Bewegungen ein. Einzelne Inductionsströme sind weniger wirksam, nur sehr starke Inductionsströme bewirken reflectorische Erregung. Es zeigt sich überhaupt bei der electrischen Reizung, dass einzelne Reize weniger wirksam sind für die Hervorrufung reflectorischer Zuckungen, während die rasche Wiederholung derselben sich sehr wirksam erweist. Stirling*†) hat den Einfluss der Wiederholung der einzelnen Reize genau untersucht.

*) The works of R. Whytt, publish. by his son. pag. 290. Edinb. 1768.

**) Prochaska, Adnotationum academicarum fasciculus tertius. Cap. IV. bes. pag. 119. Pragae 1784.

***) z. B. Memoirs on the nervous system. London, 1837.

†) Grainger, Observations on the structure and functions of the spinal cord. pag. 34, 46 ff. 1837.

††) Setschenow, Ueber die electrische und chemische Reizung der sensiblen Rückenmarksnerven des Frosches. Graz. 1868.

†††) J. Tarchenow, Ueber die Summirungserscheinungen bei Reizungen sensibler Nerven des Frosches. Bull. de l'acad. d. scienc. de St. Petersbourg. XVI. p. 75. 1872.

*†) W. Stirling, Ueber Summation electrischer Hautreize. Ber. d. sächs. Ges. d. Wiss. Dec. 1874. S. 372.

Ward*) hat Frösche decapitirt und 24 Stunden hierauf untersucht. Er sandte schwache Schliessungsinductionsschläge durch die Fusshaut, durch den ausgelösten Reflex (Zuckung der Hinterextremität) wurde die weitere Reizung selbstthätig unterbrochen. Er beobachtete, dass immer nach derselben absoluten Zahl von Reizen der Reflex erfolgt ob 2,5 oder 20 einzelne Reize in der Secunde erfolgen. Die Wirkung eines Reizes muss also mindestens 0,4 Secunden lang im Marke zugegen sein. Auch durch thermische Reize können Reflexbewegungen hervorgerufen werden und auch hier sind allmählich Temperatursteigerungen ungünstig; die Temperaturveränderungen müssen plötzliche sein, wenn sie Reflexbewegungen hervorrufen sollen Tarchanow**) Heinzmann***) haben in neuerer Zeit über diesen Gegenstand Experimente angestellt. Auch durch mechanische Einwirkung auf Empfindungsnerven der verschiedensten Arten werden Reflexbewegungen erzeugt und es gilt hierbei auch als Regel, dass die Erregungen plötzliche sein müssen, während langsam und continuirlich wachsende Hautreize, welche selbst bis zur Zerstörung der sensitiven Flächen führen können, keine Bewegungen hervorrufen†). Endlich werden auch chemische Reize benutzt, um reflectorische Bewegungen hervorzurufen, um die bei denselben geltenden Gesetze genau zu erforschen. Turck††) war der erste, der die Methode ausgebildet hat. Er benutzte verdünnte Schwefelsäure in der Concentration von $^1/_5$—$^4/_5$ pCt., welche zur Hautreizung benutzt wird. Es kann wiederholt von derselben Hautstelle aus genau dieselbe reflectorische Bewegung nach derselben Zeit hervorgerufen werden, wenn nach jeder Reizung sorgfältig die gereizte Stelle abgewaschen wird. Wird z. B. eine hintere Extremität eines decapitirten Frosches in solche verdünnte Säure gebracht, so wird diese Extremität stets nach der gleichen Zeit bei nach einander wiederholten Reizungen aus der Säure reflectorisch herausgezogen. Je stärker die Concentration der reizenden Lösung ist, in um so kürzerer Zeit erfolgt die Reflexbewegung; jedoch existirt für jedes Reizmittel eine untere Concentrationsgrenze, welche noch wirksam ist und als Reflexschwelle bezeichnet wird.

Die Zeit, welche vom Beginn der Reizung bis zum Eintritt der Reflexbewegung verläuft, wird Wirkungs- oder Latenzzeit genannt; die Einflüsse auf dieselbe sind von Baxt†††) studirt worden.

Es tritt nun die Frage heran, ob von derselben Hautstelle bei Anwendung der verschiedenen Reizmittel, z. B. bei Säurereizung oder Compression der Pfoten dieselbe Reflexbewegung ausgelöst wird. Setschenow*†) giebt an, dass nur solange Säurereiz und mechanischer Reiz dasselbe Resultat haben, so lange der mechanische Reiz

---

*) Ward, Ueber die Auslösung der Reflexbewegungen durch eine Summe schwacher Reize. Arch. f. Anat. u. Physiol. 1880. S. 72.

**) Tarchanow, Zur Physiologie der thermischen Reflexe. Rudnow's Journ. f. normale und pathol. Histol. V. S. 338. 1872.

***) A. Heinzmann, Ueber die Wirkung sehr allmählicher Veränderungen thermischer Reize auf die Empfindungsnerven. Arch. f. d. ges. Physiol. VI. S. 222. 1872.

†) Siehe hierüber die Abhandlungen von Carl Fratscher über continuirliche und langsame Nervenreizung. Jenaische Zeitschrift für Naturwissenschaften. N. F. II. S. 130, 145. 1875.

††) Türck, Ueber den Zustand der Sensibilität nach theilweiser Trennung d. Rückenmarks. Wien. Zeitschrift d. Gesellsch. d. Aerzte. S. 1—13. März 1851.

†††) Baxt, Die Reizung der Hautnerven durch verdünnte Schwefelsäure. Ber. d. sächs. Ges. d. Wiss. Math. phys. Abth. S. 309. 1871.

*†) J. Setschenow, Physiol. Studien über die Hemmungsmechanismen. S. 4. Berlin 1863.

durch allmähliche Verstärkung gesteigert wird. Je schneller derselbe aber ausgeübt wird, eine um so grössere Differenz der Erfolge trete ein. Aehnliche Untersuchungen hat Danilewsky*) gemacht.

Schon Marshall Hall**) hatte die Beobachtung gemacht, dass von den Stämmen der Nerven aus viel schwieriger Reflexbewegungen hervorgerufen werden können als von ihrem natürlichen Ende, also von ihrem natürlichen Erregungsapparate. Diese Beobachtung ist seither wiederholt gemacht worden und Volkmann***) hebt hervor, dass die Reizung der gesammten hinteren Wurzeln des Rückenmarkes einen ausserordentlich geringen Erfolg haben. Ferner beobachtete Fick und Erlenmeyer†), dass von den leicht isolirten Nervenstämmchen, welche zur Rückenhaut des Frosches führen, bei Reizung durch einzelne Inductionsschläge nur einzelne Zuckungen, nie Gliederbewegungen hervorgerufen werden, wenn überhaupt die Schläge wirksam sind, während bei der Reizung der entsprechenden Hautbezirke dieser Nerven sehr leicht solche Bewegungen hervorgerufen werden; der Grund dieser Erscheinung ist bis heute noch nicht aufgedeckt, man hat dafür nur verschiedene Hypothesen aufgestellt. Es können von allen sensiblen Nerven aus, sowohl der äusseren Haut als der Schleimhäute, Reflexbewegungen ausgelöst werden, auch von allen höheren Sinnesnerven aus sind dieselben hervorrufbar. Am leichtesten erfolgen die Reflexbewegungen auf der gereizten Seite, und zwar bei den schwächsten Reizen in einer bestimmten Muskelgruppe, und bei Verstärkung der Reize erstreckt sich die Bewegung zuerst auf die nachbarlichen Muskelgruppen und breitet sich auf diese Weise auf derselben Seite zuerst immer weiter aus; erst bei weiterer Verstärkung der Reize nehmen die Muskeln der anderen Seite an der Erscheinung theil, und zwar erstreckt sich die Wirkung zunächst auf die gleichen Muskeln der gegenüberliegenden Seite. Es kommen aber auch sogenannte gekreuzte Reflexe hervor, dass z. B. bei Reizung eines hinteren Beines eine vordere Extremität in Bewegung geräth. Beobachtungen über gekreuzte Reflexe rühren zunächst von Gergens††) her; später hat solche auch Luchsinger gesehen. Langendorff†††) hat ebensolche am Frosche beobachtet; er sah auch, dass bei Reizung eines Auges bei Kaninchen,

*) Danilewsky, Untersuchungen zur Physiologie des Centralnervensystems. Arch. f. Anat. und Physiol. 1866. S. 677.

**) Marshall Hall, Memoirs on the nervous system. London 1827.

***) Volkmann, Artikel Nervenphysiologie. Wagners Handwörterbuch d. Physiol. II. S. 544.

†) Fick und Erlenmeyer, Einige Bemerkungen über Reflexbewegungen. Arch. f. d. ges. Physiol. III. S. 326.

††) Gergens, Ueber gekreuzte Reflexe. Arch. f. d. ges. Physiol. XIV. S. 340.

†††) O. Langendorff, Ein gekreuzter Reflex beim Frosche. Arch. f. Anat. u. Physiol. 1887. S. 144.

Derselbe, Ueber einseitigen, doppelseitigen Lidschluss. Arch. f. Anat. u. Physiol. 1887. S. 144.

Meerschweinchen, Vögeln, Fröschen nur das Lid dieses Auges sich schliesst, während beim Menschen und häufig auch bei Hunden und Katzen, die Lider beider Augen geschlossen werden.

Schlösser*) machte Beobachtungen, welche den von Sanders-Ezn gemachten widersprechen. Dieser hat nämlich eine grosse Mannigfaltigkeit der von derselben Hautstelle aus erhaltenen Reflexe beobachtet, während Schlosser angiebt, dass von derselben Hautstelle jede Reizung einen ziemlich constanten Reflex auslöst. Letzterer macht ferner aufmerksam, dass zwei gleichzeitig auf antagonistische Muskelgruppen wirkende Reflexe den Anschein einer Reflexhemmung hervorrufen können, z. B. kann eine Reflexhemmung des Quakens durch Umschnürung des Beines hervorgerufen werden, indem durch diesen letzteren Reiz eine antagonistische Bewegung des Thorax und Larynx erzeugt wird. Lombard**) jedoch betont neuerdings, dass die Reihenfolge der Contractionen der einzelnen Muskel bei gleichen Reizen und gleicher Reizstelle wechseln kann. Die Wirkungen, welche auf reflectorischem Wege hervorgerufen werden können, sind oft ausserordentlich bedeutend; Brown-Séquard***) fand, dass, wenn bei Säugern $^1/_{12}$—$^1/_{10}$ pCt. der Hautoberfläche mit Chloroform benetzt wird, sofort gewaltige Erscheinungen auftreten, epileptiforme Convulsionen u. s. w.; es kann bei diesen Versuchen selbst der Tod eintreten. Besonders stark wirken Chloroformeingüsse in den äussern Gehörgang. Er machte ferner die Beobachtungen, dass durch Reizungen der Kehlkopfschleimhaut und der Halsgegend bei Hunden und Affen auf reflectorischem Wege Analgesie dieser Gegend (Unempfindlichkeit gegen schmerzhafte Eindrücke) hervorgerufen wird; ein Schnitt in der vorderen Halsgegend macht durch nervöse Hemmung die ganze Umgegend unempfindlich, darum konnten sich Menschen anscheinend schmerzlos den Hals abschneiden; die Tracheotomie ist also ohne Narkose vollziehbar. Durch die Reizung dieser Gegend kann syncopisch der Tod erfolgen; es kann daher bei Erhänkten der Tod eintreten, bei welchen die Luftwege wegsam geblieben sind. Er fügt ferner die Beobachtung hinzu, dass nach Choc, Commotion, Stupor u. s. w. eine nervöse Hemmung des Gasaustausches in den Geweben eintreten soll, das Venenblut sei hellroth u. s. w. Regnier und Richet†) haben bei Kaninchen siedendes Wasser oder Eisenchlorid in die Peritonealhöhle gebracht, es tritt hierauf Adynamie, Temperaturerniederung und Tod der Thiere ein. Sie führen die Erscheinung auf centrale Erschöpfung zurück. Ott††) beobachtete nach Hautreizen ebenso wie Brown-Séquard mannigfache nervöse Störungen.

Ueber den zeitlichen Verlauf der Erscheinungen bei den Reflex-

---

*) W. Schlösser, Untersuchungen über die Hemmung von Reflexen. Arch. f. Anat. und Physiol. 1880. S. 303.

**) W. P. Lombard, Die räumliche und zeitliche Aufeinanderfolge reflectorisch contrahirter Muskeln. Arch. f. Anat. und Physiol. 1855. S. 408.

***) Brown-Séquard, Quatre communications à la société de biologie 1880. Nov. et Dec. Derselbe, Recherches sur une influence etc. Compt. rend. XCIV. p. 491. Derselbe, Sur une espèce d'anesthésie artificielle etc. Compt. rend. C. p. 1366.

Derselbe, Sur divers effets d'irritation de la partie antérieur du cou et, en particulier, la perte de la sensibilité et la morte subite. Compt. rend. CIV. p. 951.

†) Regnier et Ch. Richet, Expériences relatives au choc péritonéal. Compt. rend. XC. p. 1220.

††) J. Ott, The action of an irritant. Journ. of nerv. and ment. disease VIII.

vorgängen hat zuerst Helmholtz*) mit seiner bekannten Methode Versuche angestellt. Die Zeitdauer eines ganzen Reflexvorganges setzt sich aus drei Bestandtheilen zusammen; der erste Theil ist die Zeit, welche die Erregung im sensiblen Nerven vom Erregungsorte bis zum centralen Ende des Nerven braucht, der zweite besteht aus der Zeit, welche verstreicht vom Eintreffen der Erregung im centralen Ende des sensiblen Nerven bis zur Uebertragung derselben auf das centrale Ende des motorischen Nerven, es ist dieser Zeitantheil die sogenannte Reflexzeit (Sigm. Exner nannte sie reducirte Reflexzeit); der dritte ist die Zeit, welche die Erregung braucht, um den motorischen Nerv zu durcheilen und im Muskel die Contraction hervorzurufen. Er fand, dass die Zeit, welche nothwendig ist zur Uebertragung der Erregung von den sensiblen Nerven auf die motorischen Nerven (Reflexzeit) 12 mal so gross ist als die, welche während der Leitung in den sensiblen und motorischen Nerven verstreicht. Rosenthal**) fand ebenfalls, dass die Reflexzeit eine verhältnissmässig bedeutende Grösse besitzt; er giebt an, dass dieselbe von der Reizstarke abhangt, ferner, dass sie kürzer ist bei Contraction der Muskeln der gereizten Seite als bei der Contraction der Muskeln der anderen Seite; im letzteren Falle wird der Theil, um welchen die Reflexzeit grösser ist, als Zeit der Querleitung bezeichnet. Auf die Reflexzeit und die Zeit der Querleitung haben ebenfalls die Ermüdung des Rückenmarkes Einfluss. Exner***) fand als Reflexzeit für den reflectorischen Lidschluss bei electrischer Reizung der Lidhaut 0,0471 und 0,055 Secunden; für das durch den optischen Eindruck eines einzigen electrischen Funkens hervorgerufene Augenblinzeln ergab sich eine viel grössere Reflexzeit. Endlich hat Wundt†) ebenfalls Messversuche über reflectorische Vorgänge angestellt. Die reflectorischen Vorgänge sind von Seite der übrigen Theile des Nervensystems sehr verschiedenen Einflüssen ausgesetzt. Einen sehr hervorragenden Einfluss besitzt das Gehirn. Schon Whytt††) hatte die Beobachtung gemacht, dass in der ersten Zeit nach dem Köpfen eines Thieres Hautreize beinahe gar keine oder nur unscheinbare reflectorische Bewegungen hervorrufen, dass aber einige Zeit hierauf sehr leicht Reflexbewegungen hervorgerufen werden können; so lange das Rückenmark mit dem Ge-

---

*) Helmholtz, Bericht über die zur Bekanntmachung geeigneten Abhandlungen der Berliner Acad. S. 332. 1854.

**) Rosenthal, Abhandlung der Berliner Acad. 1873, S. 104. 1875, S. 419.

***) Exner, Experimentelle Untersuchungen der einfachsten psychischen Processe. 2. Abhandlung. Ueber Reflexzeit und Rückenmarksleitung. Arch. f. d. ges. Physiol. VIII. S. 526 1874.

†) Wundt, Untersuchungen zur Mechanik der Nerven und Nervencentren. 2. Abth. Ueber den Reflexvorgang und das Wesen der centralen Innervation. Stuttgart. 1876.

††) The works of Robert Whytt publish. by his son. p. 302. Edinb. 1768.

hirn in Verbindung ist, kommen sie nur schwierig zu Stande. Paton*) hat zuerst die Beobachtung gemacht, dass bei Fröschen, denen die Grosshirnhemisphären genommen oder bei welchen die Grosshirnhemisphären durch einen Schnitt von dem übrigen Theil des Körpers abgetrennt worden waren, einige Zeit nach der Operation, wenn die Rückenhaut zwischen den beiden Schulterblättern berührt wird, promptes Quaken eintritt; Goltz hat die Erscheinung eingehender untersucht. Laborde**) machte den gleichen Versuch bei jungen Meerschweinchen; er öffnete bei denselben rasch den Schädel, mittelst eines Scalpelstieles und durch einen warmen Wasserstrahl (einer Spritze) entfernte er die Hirnhemisphären bis zum Pons; jedes Kneifen der Pfote rief einen Reflexschrei (cri de polichinelle) hervor. Der hemmende Einfluss des Gehirns auf die Reflexvorgänge ist somit sicher nachgewiesen. Schiff will diese Erscheinung dadurch erklären, dass bei Anwesenheit des Gehirns die reizende Einwirkung eine grosse Ausbreitung hat, wodurch der Bewegungsantrieb selbst an Intensität geschwächt wird. Hiergegen bemerkt Eckhardt***) mit Recht, dass in der ersten Zeit nach dem Köpfen des Thieres Depression des Reflexvermögens eintritt, die erst später verschwindet. James†) nimmt jedoch in neuerer Zeit wiederum an, dass mit der Entfernung des Gehirns gleichsam eine Concentration der Nervenkräfte stattfindet.††) Setschenow†††) hat im Gehirn räumlich abgegrenzte Theile angenommen, welche hemmend auf die Reflexbewegungen einwirken; er bezeichnet dieselben als Hemmungsmechanismen. Es sind nach ihm beim Frosche die Thalami optici, die Zweihügel und der obere Theil des verlängerten Markes. Wenn er diese Hirntheile mechanisch reizte oder einen Schnitt durch dieselben anlegte und die Flächen mit Kochsalz erregte, so konnte eine minutenlang dauernde Depression des Reflexvermögens hervorgerufen werden. Ferner rufen Erregungen dieser Centren auch Verlängerung der Reflexzeit hervor. Dieselben sind nach seiner Ansicht in beständiger, schwacher, tonischer Erregung und können reflectorisch stark erregt werden. Setschenow nahm solche Hemmungscentren auch noch im Rückenmark selbst an. Dieser Theorie tritt Herzen und Lewisson entgegen, indem sie anführen, dass es gleichgiltig sei, ob diese Hemmungscentren im Thiere noch da sind oder nicht. Bei intensiverer Reizung centraler oder peripherer Nerventheile der Thiere tritt jedes Mal Depression des

*) Paton, On the perceptive power of the spinal chord etc. Edinb. med. and surg. journ. LXV. p. 251. 1. April 1846.

**) S. V. Laborde, Reflectorisches Schreien bei Thieren. C. R. soc de biol. 1890.

***) Siehe Hermann's Handbuch. II, 2. S. 37.

†) A. James, The reflex inhibitory centre theory. Brain. IV. p. 287.

††) Vergl. J. Ott, Notes on inhibition. Journ. of physiol. III. p. 163ff.

†††) Siehe Hermann's Handbuch II. 2. bei Eckhard, Rückenmark und Gehirn. S. 34.

Reflexvermögens ein. Goltz*) hat daher die Hypothese ausgebildet, dass ein Reflexcentrum an Erregbarkeit für den zugehörigen Reflexakt einbüsst, wenn zu gleicher Zeit, in welcher der Reflexakt ausgelöst wird, noch von anderer Seite das Reflexcentrum erregt wird. Cyon**) macht aufmerksam, dass in den Setschenow'schen Versuchen nicht eine eigentliche Hemmung, sondern nur eine Verzögerung des Reflexvorganges stattfindet. So wie Setschenow die Erregung der Hemmungscentren von der Peripherie aus durch sensible Nerven hervorrief, so hat sie Langendorff durch den Sehnerven bewirkt.

Bei beiderseitiger Blendung werden die Reflexe regelmässig; Bötticher***) beobachtete, dass nicht nur beiderseitige Blendung, sondern schon einseitige Blendung, sowie andere Verletzungen der Sinnesorgane, Durchschneidung beider Ischiadici, ausgedehnte Hautzerstörung durch Schwefelsäure dieselben Erfolge haben, dass z. B. der Quakreflex regelmässig wird; es handle sich hierbei nur darum, die Zahl der dem Gehirne zufliessenden Erregungen zu verkleinern. Diesen Schlüssen tritt Spode†) entgegen, welcher die Angaben Langendorff's vertheidigt, die Bötticher's jedoch nicht bestätigen kann.

Luchsinger††) giebt an, dass sich die Reflexhemmungscentra nach Wegnahme des Gehirns durch Dispnoë (Zuklemmen der Aorta) reizen lassen. Ferner beobachtete Rosenbach†††), dass im Schlafe die Reflexe herabgesetzt sind; er machte seine Beobachtungen besonders an Kindern. Die Herabsetzung ist eine um so beträchtlichere je tiefer der Schlaf ist; eine Anzahl von Reflexen fehlt im Schlafe ganz, z. B. der Bauchreflex, Cremasterreflex. Es kommt somit der Schlaf nicht dem Zustande gleich, welcher nach Elimination des Grosshirnes eintritt, in welchem die Reflexe erhöht sind. Bei Tauben und Kaninchen beobachtete Nothnagel*†), dass Hirnreizungen und Hirnläsionen keinen Einfluss auf Reflexe ausüben; während Simonoff einen solchen gefunden hatte. Exner**†) jedoch beobachtete, dass durch Reizung des

---

*) Goltz, Beiträge zur Lehre von den Functionen der Nervencentren des Frosches. Berlin 1869. Freusberg, Ueber die Erregung und Hemmung der Thätigkeit der nervösen Centralorgane. Arch. f. d. ges. Physiol. X. S. 174.

**) E. Cyon, Zur Hemmungstheorie der reflectorischen Erregungen. Beiträge zur Anat. u. Physiol. als Festgabe Carl Ludwig gewidmet von seinen Schülern. 1. Heft. S. 96. 1875.

***) W. v. Bötticher, Ueber Reflexhemmung. Sammlung physiol. Abhandlungen. IV. Nr. 3. Jena.

†) O. Spode, Ueber optische Reflexhemmung. Arch. f. Anat. u. Physiol. 1879. S. 113.

††) B. Luchsinger, Zur Theorie der Reflexe und der Reflexhemmung. Mitth. d. naturf. Ges. zu Bern. 1880. S. 99.

†††) O. Rosenbach, Das Verhalten der Reflexe bei Schlafenden. Zeitschr. f. klin. Med. I. S. 358.

*†) H. Nothnagel, Experimentelles über die Beeinflussung u. s. w. Zeitschr. f. klin. Med. III. S. 138.

**†) Sigm. Exner, Zur Kenntniss von der Wechselwirkung der Erregungen im Centralnervensystem. Pflüger's Arch. XXVIII. S. 487.

entsprechenden Rindenortes der reflectorische Reizerfolg begünstigt wird, wobei die Reizungen gleichzeitig oder nahe hinter einander, gleichgiltig in welcher Ordnung, stattfinden können. Es wirkt also ein Reiz für den andern »bahnend«, Rindenreize und Reflexreize wirken für einander bahnend, d. h. für ihre Erfolge. Man hat die Hemmung der Reflexe durch gleichzeitige Innervation der Antagonisten (siehe Schlösser S. 758) zu erklären versucht. Gad*) zeigte, dass die willkürliche Athemhemmung wirklich genuiner und nicht antagonistischer Natur ist, wie schon das Gefühl zeigt. Experimentell bewies er dies, indem er bei Kaninchen, bei welchen er die Nervenleitung zu den Exspiratoren ausgeschaltet hatte, noch reflectorisch Athemhemmung durch Aufblasen der Lungen erzielte. Bei diesem Experimente waren die Antagonisten gar nicht mehr in Thätigkeit und trotzdem wurde die Athmung gehindert, weil die Inspirationsmuskeln nicht innervirt wurden, d. h. die Innervation dieser Muskeln ist durch Aufblasen der Lunge gehemmt worden.

Beaunis**) hat die gleichzeitig auf Antagonisten wirkenden Reflexe untersucht. Bei seinen Untersuchungen beobachtete Hällstén***) Doppelreflexzuckungen; derselbe Muskel zuckte durch Reflexe in einem näheren und entfernteren Markbezirke mehrmals hinter einander. Die Thätigkeit der Reflexcentren wird durch verschiedene Einflüsse geändert. Der Einfluss der electrischen Ströme auf die Reflexcentren des Rückenmarkes ist durch das Experiment nicht leicht sicher festzustellen. Die Resultate sind deshalb zweifelhaft, weil die Ströme nicht blos die Centren, sondern auch die Nervenfasern und vor allem die der Wurzeln der Rückenmarksnerven durchsetzen. Die Temperatur ist für die Reflexbewegungen von besonderer Bedeutung. Brown-Séquard beobachtete, dass die Reflexpräparate ihre Eigenschaften in der Kälte länger bewahren. Cayrade†) beobachtete bei allmählich steigender Temperatur, dass die Reflexreize um so energischer Reflexe auslösen, je hoher die Temperatur ist, auch die einzelne Contraction dauert länger an, bei 29—30° C. kann auf diese Art sogar Tetanus entstehen. Aehnliche Beobachtungen machten Tarchanow††) und Archangelsky†††). Es wird also durch die Temperatursteigerung der Rückenmarkssubstanz die Reflexthätigkeit erhoht. Andererseits wird aber auch bei einer bestimmten Erniedrigung der Temperatur die Reflexthätigkeit erhoht, wie Tarchanow, Freusberg und Wundt gesehen haben. Ferner können durch Druck die Reflexvorgänge beeinflusst werden. Es giebt zahllose Gifte, die auf die Reflexcentra einwirken und wir wollen nur eines anführen, das sehr oft bei physiologischen Versuchen in Verwendung kommt, das Strychnin. M. Hall hat zuerst nachgewiesen, dass auch einzelne Stücke des Rückenmarks noch durch Strychnin beeinflusst werden, die Reflex-

---

*) J. Gad, Ueber die genuine Natur reflectorischer Athemhemmung. Arch. f. Anat. u. Physiol. 1881. S. 566.

**) Beaunis, Sur les contractions simultanées des muscles antagonistes. Compt. rend. C. p. 918.

***) K. Hällstén, Zur Kenntniss der sensiblen Nerven und Reflexapparate des Rückenmarkes. Arch. f. Anat. u. Physiol. 1887. S. 316.

†) Cayrade, Recherches critiques et expér. sur les mouvements reflexes. p. 48.

††) Tarchanow, Ueber die Wirkung der Erwärmung resp. Erkältung auf die sensiblen Nerven etc. Bull. d. l'acad. d. sciences de St. Petersbourg. XVI. p. 226.

†††) Siehe Jahresbericht Schwalbe und Hofmann. II. S. 556.

thätigkeit durch dasselbe erhöht wird und durch die Zerstörung des Rückenmarks die Strychninkrämpfe beseitigt werden. Stanius sah, dass die Krämpfe ausbleiben, wenn dem strychninhältigen Blut der Zufluss zum Rückenmark unmöglich gemacht wird. Mayer fand, dass das Strychnin in den Dosen, welche Krämpfe hervorrufen, nicht die motorischen Nerven, sondern die motorischen Centren beeinflusst (siehe auch Mommsen's Versuche, S. 716); nach Bernstein*) wird die Reizbarkeit der sensiblen Nerven nicht erhöht. Bei schwächeren Vergiftungen genügen ganz schwache Reize, um beim vergifteten Thier Reflexe auszulösen. Bei stärkeren Vergiftungen rufen die geringfügigsten Reize die heftigsten Streckkrämpfe, den sogenannten Strychnintetanus hervor. Nach Rosenthal verkleinert das Strychnin die Uebertragungszeit; die Fortpflanzungsgeschwindigkeit im peripheren Nerven wird durch dasselbe nicht verändert. Wundt dagegen giebt an, dass die Reflexzeit vergrössert werde.

Wir haben bisher nur die durch Einzelnreize hervorgerufenen Reflexerscheinungen berücksichtigt. Es sind aber die Reflexeinrichtungen nicht blos dazu da, um gelegentlich, gleichsam zufällig durch Einzelnreize in Thätigkeit versetzt zu werden, wodurch z. B. Schädlichkeiten vom Körper oder seinen Organen ferngehalten werden; wenn z. B. bei zufälliger Berührung eines Augenlides die Augenlider sich reflectorisch schliessen und dadurch das Eindringen von Körpern zum Augapfel hindern, oder wenn die Berührung der Kehlkopfschleimhaut über der Stimmritze den Schluss der letzteren veranlasst, wodurch das Eindringen fremder Körper in die Luftröhre vermieden wird u. s. w. Die Reflexapparate sind im Körper viel mehr in der Regel in continuirlicher Thätigkeit, ein grosser Theil der wichtigsten Functionen besteht aus reflectorischen Vorgängen, z. B. das Schlucken, das Athmen. Die meisten der hierher gehörigen Erscheinungen werden als tonische Erscheinungen, Erregungen bezeichnet, welche von sogenannten automatischen Centren aus ihren Ausgang nehmen sollen. Man hat nämlich ursprünglich, als man diese Erscheinungen kennen gelernt hat, gedacht, dass diese Centren ohne mit sensiblen Fasern in Verbindung zu stehen, ohne also Eindrücke von der Peripherie zu erlangen, selbstthätig continuirliche Erregungen nach den entsprechenden Apparaten in der Peripherie senden, also automatisch thätig sind. Es ist aber bei der weiterschreitenden Erforschung dieser Gebiete allmählich im höchsten Grad wahrscheinlich geworden, dass auch alle hierher gehörigen Erscheinungen reflectorischer Natur sind. Zu diesen Erscheinungen gehört der sogenannte Tonus der Skelettmuskeln; wir werden später (s. unten Kapitel Rückenmark) sehen, dass derselbe eine reflectorische Erscheinung ist. Gelegentlich der Besprechung der Erscheinungen, welche nach Durchschneidung sensibler Nerven auftreten, haben wir darauf hingewiesen, wie wichtig auch für die Thätigkeit der willkürlich innervirten Skelettmuskeln (siehe Seite 747) die functionelle innige Verknüpfung der centripetalen Fasern durch die Centren mit den centrifugalen Fasern ist — dieselbe Verknüpfung, welche die reflectorischen Vorgänge ermöglicht. Die einzelnen Abtheilungen dieser verbundenen

---

*) Bernstein, Molesch. Untersuchungen. X. S. 280.

Apparate sind in continuirlicher Thätigkeit; die durch die motorischen Fasern veranlassten Bewegungen rufen ihrerseits wieder die Erregung der peripheren Apparate, also die der sensiblen Nerven selbst, der mit ihnen verbundenen centralen Apparate, von diesen aus wieder die der motorischen Nerven hervor. Dieser Functionskreis ist bei der normalen Thätigkeit des Organismus ein geschlossener und wenn er an irgend einer Stelle unterbrochen wird, so werden auch die Functionen gestört; die Unterbrechung kann geschehen, wo immer, also auch im sensiblen Theile. Die Beobachtungen sind schon von Bell und Magendie*) im Anfange dieses Jahrhunderts gemacht worden. Wir haben durch Exner's**) Beobachtung die Erscheinung kennen gelernt, dass nach Durchschneidung des rein sensiblen Laryngeus superior das entsprechende Stimmband vollständig gelähmt erscheint, weil die die Bewegung desselben reflectorisch veranlassenden sensiblen Erregungen ausblieben. Ebenso ist nach den zuerst von Bell und Magendie und neuerdings von Pineles gemachten Beobachtungen nach Durchschneidung des Infraorbitalis die Vorderlippe des Pferdes gelähmt, weil deren sensible Erregungen, welche durch die Bewegung derselben veranlasst werden, wegfallen. Goldscheider***) hat ebenfalls auf diesem Gebiete wichtige Beobachtungen gemacht. Nicht blos bei den Skelettmuskeln, sondern besonders bei den glatten, dem Willen nicht gehorchenden Muskeln sind beim Zustandekommen ihrer physiologischen Functionen vor allem reflectorische Erscheinungen betheiligt. So gehen continuirlich von den sogenannten Gefässcentren tonische Erregungen aus, welche die fortwährend wechselnden Schwankungen des Kalibers der Blutgefässe und ihre dauernde Contraction veranlassen. Sobald die Gefassnerven, welche die Centren mit den Gefässen verbinden, durchschnitten werden, erweitern sich die Gefässe, d. h. sie erschlaffen und die Schwankungen bleiben zunächst aus. An dem Zustandekommen dieser Erscheinungen sind reflectorische Vorgänge betheiligt. Man weiss, dass man von den verschiedensten Theilen des Körpers aus durch Erregung centripetaler Nervenfasern, durch schmerzhafte Reizungen u. s. w. die Gefässcentren beeinflussen kann, also reflectorisch die Gefässe zur Contraction, eventuell zur Erweiterung gebracht werden können. Es ist möglich, daran zu denken, dass auch die Gefässschwankungen und die dauernde Contraction der Gefässe reflectorisch zu Stande kommen. Wie man sich diese Vorgänge vorstellen kann, zeigen Beobachtungen, welche ich mit Deahna†)

*) Siehe Friedrich Pineles, Ueber lähmungsartige Erscheinungen nach Durchschneidung sensorischer Nerven. Cbl. f. Physiol. IV. S. 741.

**) Sigm. Exner, Ein physiologisches Paradoxon, betreffend die Innervation des Kehlkopfes. Cbl. f. Physiol. III. S. 115.

***) Goldscheider, Ueber den Muskelsinn und die Theorie der Ataxie. Zeitschrift für klin. Med. XV. 1 und 2.

†) J. Latschenberger und A. Deahna, Beiträge zur Lehre von der reflectorischen Erregung der Gefässmuskeln. Pflüger's Arch. XII. S. 157.

gemacht habe. Plötzlicher Verschluss eines Gefässbezirkes, also plötzliches Sinken des Druckes in demselben veranlasst reflectorisch eine Erhöhung des Druckes im ganzen Gefässgebiete durch Contraction der Gefässe; plötzliches Freigeben der Circulation eines Gefässgebietes, also plötzliche Drucksteigerung in demselben veranlasst eine Senkung des Blutdruckes im ganzen Gefässystem, also eine Erweiterung der Gefässe. Es wird daher bei den physiologischen Schwankungen der Gefässe jede Vermehrung des Druckes reflectorisch eine nachfolgende Erweiterung und diese wieder eine nachfolgende Verengerung veranlassen, so dass auf diese Weise der Blutdruck in den einzelnen Gefässgebieten regulirt wird. Die Centren, durch welche diese Reflexe vermittelt werden, liegen nicht nur im verlängerten Marke, Rückenmarke, Sympathicusganglien, sondern auch in der Peripherie in der Nähe der Gefässe; es sind die letzteren die sogenannten localen oder peripheren Gefässcentren. Zuntz*) erklärt die allgemeine Blutdrucksteigerung nach Verschluss eines Gefässbezirkes als Folge der Anhäufung der Kohlensäure in diesem Gebiete und die durch diese bedingte Dispnoe der Gewebe. Es lässt sich aber hierdurch die andere Thatsache, dass die plötzliche Herstellung des Druckes in einem Gefässgebiete eine allgemeine Blutdrucksenkung hervorruft, nicht erklären, da diese Senkung zunächst eine sehr rasche ist und da ausserdem ohne Annahme des regulatorischen Apparates nicht zu begreifen ist, wie die Beseitigung eines Reizes die Senkung des allgemeinen Blutdruckes herbeiführen sollte. Die einzelnen hierher gehörigen Erscheinungen werden wir unter den Eigenschaften der betreffenden Abtheilungen des Nervensystems kennen lernen.

Alle Abtheilungen des Centralnervensystems besitzen reflectorische Functionen. M. Hall**) (nach Eckhard) scheint zuerst durch den Versuch dargethan zu haben, dass das Gehirn reflectorische Vorgänge vermitteln könne. Er zeigte, dass die Berührung des Auges eines abgetrennten Kopfes die Schliessung der Augenlider zur Folge hatte, und dass diese Erscheinung nach Zerstörung des Gehirns aufhörte. Axenfeld***) beobachtete in neuerer Zeit ausführlicher die Reflexe am abgeschnittenen Kopfe des Frosches. Ferner ist das ganze Rückenmark zur Vermittlung der reflectorischen Vorgänge geeignet, wie Hales zuerst bewiesen hat, und Whytt hat gezeigt, dass auch einzelne Abtheilungen des Rückenmarkes diese Fähigkeit besitzen. Volkmann†) machte die Beobachtung,

---

*) N. Zuntz, Beiträge zur Kenntniss der Einwirkungen der Athmung auf den Kreislauf. Pflüger's Arch. XVII. S. 374.

**) M. Hall, A brief account of a particular function of the nervous system. Proceedings of the committee of science and correspondence of the zoological society of London. II. pag. 190. 27. Novemb. 1832.

***) D. Axenfeld, Physiologische Experimente und Beobachtungen. Molesch. Untersuch. z. Naturl. XIII. S. 335.

†) A. W. Volkmann, Arch. f. Anat. u. Physiol. S. 15 ff. 1838.

dass die untersten Theile des Rückenmarkes diese Fähigkeit jedoch nicht mehr besitzen. Zu den gleichen Resultaten kam Mendelsohn*). Auch er fand, dass nur der obere Rückenmarkstheil die Reflexe vermittelt, die kurzen Wege werden nur ausnahmsweise eingeschlagen (s. unten Kapitel Rückenmark). Sanders-Ezn**) hat die Eigenschaften der einzelnen Rückenmarkabschnitte genau studirt***). Alle übrigen Nervencentren vermitteln ebenfalls Reflexe, der Sympathicus, dann die sogenannten localen oder peripheren Nervencentren, wie wir sie im Herzen, in der Nähe der Gefässe, im Darm, im ganzen Körper zerstreut finden u. s. w.

Wir kommen nun zur Erörterung der Frage, welche anatomischen Bestandtheile der Nervencentren die Functionen derselben vermitteln. Wir wissen, dass alle Nervencentren die Nervenzellen, die Ganglienkugeln enthalten, welche für dieselben geradezu characteristisch sind. Nur jene Gebilde, welche solche Ganglienzellen enthalten, werden als »Centren« bezeichnet. Dadurch ist es vom anatomischen Standpunkte wahrscheinlich, dass diese Gebilde für die physiologische Function der Centren bestimmt sind, also für die reflectorischen, automatischen und seelischen Thätigkeiten derselben. Man weiss, dass die Nerven der vorderen Wurzel, also die centrifugalen Nerven mit den Zellen der Vorderhörner, welche daher auch »motorische Zellen« genannt werden, in Verbindung sind. Aber auch für die Zellen der Hinterhörner ist die lange gesuchte Verbindung mit den Fasern der hinteren Wurzel, also mit centripetalen Fasern gefunden worden. Freud†) fand bei Fischen und zwar bei Ammocoetes (Petromyzon Planeri), dass die Fortsätze aller Zellen der hinteren Hörner sich den hinteren Wurzeln zugesellen und dass letztere in den Spinalganglien aus deren Zellen neue Fasern aufnehmen. Da die Zellen in den Spinalganglien und in den hinteren Hörnern anatomisch gleich gebaut sind, so erklärt Freud, dass die Spinalganglien und die Hinterhörner zusammen den Vorderhörnern entsprechen. Wir müssen somit schliessen, da wir sowohl die centripetalen als die centrifugalen Fasern in den Nervencentren mit den Nervenzellen in Verbindung stehen sehen, dass diese letzteren, also die motorischen mit den sensiblen, im Zusammenhang stehen, obwohl ein solcher Zusammenhang selten gesehen worden ist. Es besitzen die Nervenzellen ausser den einzelnen Achsencylinderfortsätzen zahlreiche Fortsätze, die sich reichlich verzweigen und deren

---

*) M. Mendelsohn, Untersuchungen über Reflexe. Monatsbericht d. Berliner Acad. 1882. S. 897, 1883 S. 123 und 1885 S. 107.

**) H. Sanders-Ezn, Vorarbeit für die Erforschung des Reflexmechanismus etc. Bericht der sächs. Ges. d. Wiss. Mai. 1867.

***) Siehe die anschliessende Literatur bei Eckhard in Hermann's Handbuch II, 2, S. 28.

†) Sigm. Freud, Ueber den Ursprung der hinteren Nervenwurzeln im Rückenmarke von Ammocoetes (Petromyzon Planeri). Sitzb. d. Wien. Acad. 3. Abth. LXXV. Januar 1877. Derselbe, Ueber Spinalganglien und Rückenmark des Petromyzon. Sitzungsber. d. Wien. Acad. 3. Abth. LXXVIII. Juli 1878.

Endäste möglicher Weise miteinander in Verbindung treten. Wir müssen deshalb dies postuliren, weil die Erregung von der sensiblen Bahn auf die motorische übertragen wird, so dass wir uns vorstellen müssen, dass die Ganglienzellen, mit welchen die Nervenfasern in den Centren in Verbindung stehen, diese Uebertragung vermitteln. Es sprechen dafür noch eine Reihe von physiologischen Gründen; es kann von einer sehr wenig ausgedehnten Hautstelle aus eine bedeutende Ausbreitung der Reflexbewegung eintreten, so dass die Erregungen der sensiblen Fasern gleichsam als auslösende Kräfte im Centralorgane wirken; die Uebertragungszeit (Reflexzeit) ist im Vergleiche zur Fortpflanzungsgeschwindigkeit in den Nervenleitungen eine bedeutend grössere, so dass also die Fortpflanzung der Erregung von der sensiblen Bahn auf die motorische im Centrum eine Verzögerung erfährt; endlich sind die Nervencentren vom Kreislauf ausserordentlich abhängig (wie wir später S. 769 sehen werden) im Gegensatze zu den einfach leitenden Nervenfasern, welche (wie wir auf S. 735 angeführt haben) im hohen Grade unabhängig von der Circulation sind. Da man im Centralorgan die Nervenfasern sich in einzelne Fibrillen auflösen sah, so hat man die Existenz eines Nervennetzes, welches durch Verbindung der einzelnen Fibrillen gebildet wird, angenommen, und die Möglichkeit betont (Eckhard), dass es auch denkbar sei, dass die reflectorischen Vorgänge ohne Betheiligung von Ganglienzellen durch dieses Netz allein zwischen centripetalen und centrifugalen Fasern vermittelt werden könnten.

A. Das Gehirn.

Bevor wir die Functionen des Gehirnes und der einzelnen Theile desselben anführen, wollen wir die Erscheinungen, welche am gesammten Gehirn wahrgenommen werden, kennen lernen. Wir kommen hiermit zu einem Abschnitte der Physiologie, welcher in den Lehr- und Handbüchern der Physiologie in der Regel gar nicht oder nur nebenbei berücksichtigt wird.

Gehirnbewegungen. Es ist längst bekannt gewesen nach Beobachtungen, die man am blossgelegten Gehirne gemacht hat, dass dasselbe Pulsationserscheinungen zeigt. Das Pulsiren des Gehirnes ist eine längst bekannte Thatsache und wiederholt Gegenstand von Untersuchungen gewesen, von welchen wir einige aus der jüngsten Zeit anführen wollen.

Zu graphischen Aufzeichnungen wurde diese Pulsation von Mosso*) benutzt. Er hat bei einer Frau, welche einen Theil ihres Stirnbeines verloren hatte, auf die pulsirende Narbe einen Marey Explorateur mit Luftübertragung gesetzt. Die Curven, welche er erhielt zeigten »cardiale Pulsationen«, welche auf »respiratorische Undu-

---

*) A. Mosso, Introduzione ad una serie di experienze sui movimenti del cervello nell' uomo. Arch. p. l. scienze mediche I, 3 und C. Giacomini und Mosso Experienze sui movimenti del cervello nell' uomo. Ebendaselbst I, 2.

lationen« aufgesetzt waren. Ausserdem enthielten dieselben durch andere Umstände veranlasste »Oscillationen«. Die Inspiration vermindert, die Exspiration erhöht die cardiale Welle. Er hat ausserdem noch verschiedene Einflüsse auf die Gehirnbewegungen untersucht. Auf experimentellem Wege hat Salathé*) die Erscheinung untersucht, indem er bei Thieren in ein Trepanloch ein Rohr eingeschraubt hat, welches mit Wasser gefüllt und mit dem Pantographen verbunden war. Er hat auch bei einem Menschen mit einem Trepanloch am Stirnbein den Versuch in ähnlicher Weise ausgeführt. Auf diese Weise konnte er die Schwankungen des Hirnvolumens aufzeichnen und fand, »dass die Hirnbewegungen ein treuer Ausdruck der cardialen und respiratorischen Blutdruckschwankungen sind, dass die Puls- und Respirationsschwankungen des Blutdruckes dieselben verursachen. Er**) hat ferner die Hirnbewegung bei Neugebornen an Fontanellen, bei Erwachsenen bei Knochendefecten ebenfalls zu graphischen Aufzeichnungen benutzt. Durch Experimente überzeugte er sich auch, dass der Wirbelsäuleninhalt ganz analog mit den Volumschwankungen des Schädelinhaltes synchronische Bewegungen ausführt, die künstlich an der Leiche nachgeahmt werden können. Die Spannung der Fontanellen, sowie die Bewegungen werden von der Verminderung der aufrechten Lage beeinflusst. Ganz ähnliche Versuche sind von Fleming***), Franck†) ausgeführt worden. Albertotti und Mosso††) haben die Hirnbewegungen unter dem Einflusse des natürlichen, des Chloral- und des Chloroformschlafes untersucht; die verschiedenen Einflüsse auf die Volumschwankungen des Gehirnes, die denen der Hand vergleichbar sind, sind auch von Brissand und François-Franck†††) geprüft worden.*†)

Mit den Volumsveränderungen des Gehirnes stehen natürlich die Druckschwankungen des Liquor cerebrospinalis im innigsten Zusammenhange.

---

*) A. Salathé, Étude graphique des mouvements du cerveau. Compt. rend. LXXXII. pag. 1448.

**) A. Salathé, Recherches sur le mécanisme de la circulation dans la cavité céphalorachidienne. Trav. du labor. d. Marey 1876. pag 345.

***) J. W. Fleming, The motions of the brain, with illustrative graphic tracings etc. Glasgow. Dunn and Wright 1877.

†) E. Franck, Recherches critiques expérimentales sur les mouvements alternatifs d'expansion et de reserrement du cerveau dans leurs rapports avec la circulation et la respiration. Journ. de l'anat. et de l. physiol. 1877. pag. 267.

††) G. Albertotti e A. Mosso, Osservazioni sui movimenti del cervello di un idiota epilettico Torino 1878.

†††) Brissaud et François-Frank, Inscription des mouvements d'expansion et de retrait du cerveau chez une femme présentant une vaste perte de substance du pariétal gauche. Trav. de labor. de Marey 1877. p. 137.

*†) Aehnliche Untersuchungen rühren her von L. Ragosin und M. Mendelsohn, (Graphische Untersuchungen über die Bewegungen des Gehirnes beim lebenden Menschen. Petersburger med. Wochenschr. 1880. N. 37.). G. Burckhardt, (Ueber Gehirnbewegungen, eine Experimentalstudie. Verh. d. Bern. naturf. Ges. 1881). K. Mays, (Ueber die Bewegungen des menschlichen Gehirnes. Verh. d. naturf. med. Ver. zu Heidelberg. N. F. III.). L. Frédéricq, [Note sur les mouvements du cerveau chez le chien, Bull. de l'acad. d. Belg. (3) X. p. 362; La courbe pléthysmographique du cerveau du chien. Arch. d. biolog. VI. pag. 65; Sur les mouvements du cerveau de l'homme. Bull. de l'acad. d. Belg. (3) X. p. 536; Note sur les mouvements du cerveau de l'homme. Arch. d. biolog. VI. p. 103].

Dieselben wurden zuerst gemessen von Bochefontaine*), welcher bei Hunden den Arachnoidealsack in der Membrana atlanto-occipitalis mit dem Manometer in Verbindung setzte. Der Druck des Liquor cerebrospinalis wird mit jeder Systole um circa 0,5 *mm* erhöht, durch jede Exspiration jedoch um 5,5 *mm*; durch Gehirnerschütterungen oder Syncope tritt vorübergehende Erhöhung ein, welche sofort verschwindet, worauf der Druck auf 0 sinkt. In ähnlicher Weise hat bei Kaninchen und Hunden Knoll**) die Druckschwankungen der cerebrospinalen Flüssigkeit aufgeschrieben. Er fand, dass die Herzpulse sich nur schwach ausdrucken, die Respirationsschwankungen sehr hervortreten; während der Exspiration tritt Drucksteigerung während der Inspiration Druckerniedrigung ein. Die Schwankungen drücken fast genau die Schwankungen des Venensystems aus, wie dies Frédéricq angab und schon Haller behauptet hat. Es sind also diese Schwankungen venösen Ursprungs, nur selten mischen sich arterielle Schwankungen interferirend ein. Wenn die Membran geöffnet ist, kann man beobachten, dass das Vor- und Zurückgehen der Flüssigkeit nicht dem Gehirne, sondern dem Spinalkanale angehört, in welchem sich sehr dünnwandige Venenplexuse befinden. Falkenhain und Naunyn***) haben bei grossen Hunden im unteren Ende des Rückenmarkskanals einen passend geformten Katheter durch die Dura und Arachnoidea eingeführt und mit dessen Hülfe den Subarachnoidealdruck gemessen. Sie fanden denselben zwischen 60 und 140 *mm* Wasser; es wurden von ihnen die verschiedensten Einflüsse auf denselben geprüft.

Es hängen also die Schwankungen des Volumens des Gehirnes und die Druckschwankungen der Cerebrospinalflussigkeit von dem Blutkreislauf ab. Während die Nerven (s. S. 735) von der Circulation sehr wenig abhängig sind, zeigt sich ein höherer Grad von Abhängigkeit bei den Nervencentren. Dieser Unterschied weist darauf hin, dass in den Centren nicht eine blosse Leitung der Erregung von einem Orte zum andern vor sich geht. Brown-Séquard†) fand bei Hunden, dass durch Unterbindung der Carotiden und Wirbelschlagadern ein bewusstloser Zustand erzeugt wird, welcher in Scheintod und Tod übergeht. Er konnte nach 17 Minuten, nachdem er die Compression wieder aufgehoben hatte, den Zustand der Bewusstlosigkeit wieder beseitigen. Kussmaul und Tenner††) beobachteten bei Kaninchen nach Absperren des Blutes vom Gehirn zuerst das Auftreten allgemeiner Krämpfe und nach 2 Minuten schon einen todtähnlichen Zustand. An Menschen kann durch Compression der Carotis nach Fle-

*) Bochefontaine, Sur la pression du liguide cephalo-rachidien. Compt. rend. LXXXVI. p. 1555.

**) Ph. Knoll, Ueber die Druckschwankungen in der Cerebrospinalflüssigkeit und den Wechsel der Blutfülle des centralen Nervensystems. Sitzungsber. d. Wien. Acad. 2. Abth. XCIII. S. 217.

***) H. Falkenhain und B. Naunyn, Ueber Hirndruck. II. Arch. f. exp. Path. XXII. S. 261.

†) Brown-Séquard, Recherches expér. sur les propriétés et les usages du sang rouge et du sang noir. Compt. rend. XLV.

††) A. Kussmaul und A. Tenner, Untersuchungen über Ursprung und Wesen der fallsüchtigen Zuckungen u. s. w. Molesch. Unters. III. S. 1.

ming*) ein bewusstloser schlafähnlicher Zustand hervorgerufen werden, und er empfiehlt diese Compression sogar als Ersatz für Anästhetica. Bei Kaninchen, welche in verticaler Stellung mit dem Kopfe nach oben befestigt werden, zeigen sich nach Salathé**) bald anämische Erscheinungen am Kopfe, es tritt schwächerer Puls ein, Erscheinungen der Gehirnanämie, Krämpfe und schliesslich gehen die Thiere zu Grunde. Wenn sie vorher jedoch wieder horizontal gelegt oder noch besser mit dem Kopfe nach abwärts gestellt werden, so erholen sie sich wieder.

Man kann durch die Centrifugalkraft, indem die Thiere in entsprechender Weise auf rotirenden Scheiben befestigt werden, Hyperämie oder Anämie des Gehirnes erzeugen, es sterben in beiden Fällen die Thiere, früher jedoch noch durch Anämie. Wird seitliche Hyperämie erzeugt, indem die Thiere tangential rotirt werden, so treten hemiplegische Erscheinungen auf. Auch Mendel***) und Heinmann†) haben Hunde auf Scheiben rotiren lassen, wodurch der Theil des Gehirnes, welcher peripher liegt, gedrückt und blutreicher wird. Bei täglicher Wiederholung der Rotation mit von der Achse abgewendetem Kopfe hat Mendel bei Hunden Erscheinungen erhalten, die an die der progressiven Paralyse der Menschen erinnern. Heinmann fand, dass bei der Rotation der Thiere Anämie in der inneren und Hyperämie in der äusseren Hirnhälfte auftritt. Die Erscheinungen sind von dem Blutdruck unabhängig, weil sie auch nach grossen Blutverlusten auftreten. Auch am Froschgehirn treten nach Unterbrechung der Circulation bedeutende Störungen ein. Zuerst ist dies von Ringer und Murrell††) beobachtet worden Im Sommer sind Empfindung und Reflexthätigkeit schon nach 5—13 Minuten und die willkürlichen Bewegungen nach 27—46 Minuten aufgehoben; im October erhalten sich Empfindungen und Reflexthätigkeit so lange, wie die willkürliche Bewegung. Anrep†††) bestätigt diese Beobachtung und giebt an, dass vor der Lähmung deutliche Erregung eintritt.

Bei Verschluss der Aorta descendens hat Luchsinger*†) bei Katzen beobachten können, dass nur am hinteren Theile des Thieres Krämpfe eintreten. Beim Verschluss der Hirnarterien treten solche am ganzen Körper auf, so dass also vom Gehirn aus indirect alle Theile

*) A. Fleming, Note sur la production du sommeil et de l'anesthésie par la compression des carotides. Rev. méd. française et etrangère. Juin 1855. Siehe auch A. Mosso· L'irritazione de cervello per anemia, Ricerche speriment. fatte nel labor. fisiol. di Firenze. Ref. im Cbl. f. med. Wiss. 1873.

**) A. Salathé, De l'anémie et de la congestion cérébrales provoquées mécaniquement chez les animaux par l'attitude ou par un mouvement gyratoire. Compt. rend. LXXXV. p. 445.

***) E. Mendel, Ueber paralytischen Blödsinn bei Hunden. Sitzb. der Berliner Acad. 1884. S. 393.

†) C. Heinmann, Ueber die Wirkung des Druckes auf die Grosshirnrinde. Arch. f. Anat. u. Physiol. 1884. S. 579.

††) S. Ringer and W. Murrell, Concerning the effects on frogs of arrest of the circulation and an explanation of the action of the potash salts on the animal body. Journ. of physiol. I. p. 72.

†††) B. v. Anrep, Ueber Aortenunterbindung beim Frosche. Med. Cbl. 1879. S. 1.

*†) B. Luchsinger, Zur Kenntniss der Functionen des Rückenmarkes. Pflüger's Arch. XVI. S. 510.

bei diesem Versuche in Thätigkeit versetzt werden. Es zeigt also dieses, dass am Rückenmark genau derselbe Versuch ausgeführt werden kann, welchen Kussmaul und Tenner am Gehirn ausgeführt haben, das dispnoische Blut erregt jeden Theil des Rückenmarkes vor der Lähmung; also auch die spinalen Gefässcentren werden durch dispnoisches Blut erregt. Bei den einschlägigen Versuchen hat er, wie dies auch schon von anderen geschehen ist, das Gehirn durch Verschluss der Hirnarterie abgetödtet; nur wenn dies keinen vollkommenen Erfolg hatte, wurde dasselbe durch Schnitte vom Rückenmark abgetrennt. Bei solchen Thieren bewirkt Athmungssuspension Blutdrucksteigerung. Die Ursache der Drucksteigerung und der Krämpfe liegt im Rückenmark; wenn das Mark zerstört ist, kommen beide nicht zu Stande.

Langendorff und Zander*) haben die Kussmaul-Tenner'schen Krämpfe bei mit geringen Chloraldosen vergifteten Thieren durch Herzstillstand, welchen sie durch Vagusreizung hervorgerufen haben, erzeugt**). Als Ferrari***) bei Hunden durch die Kopfvenen leicht schmelzbare Injectionsmassen in die Sinus der Dura mater eintrieb, beobachtete er, dass die Verstopfung einzelner oder mehrerer Sinus die Hirnfunctionen nicht stört; werden alle verstopft, so tritt der Tod unter den von Hermann und Escher bei Verschluss aller Hirnvenen bei Katzen beobachteten Convulsionen†) ein. Als Herzen††) einem Kaninchen die Kopfarterien bis zum Erloschen der Function, der Abkühlung des Körpers und dem Erloschen der Muskelerregbarkeit verschlossen hielt und hierauf wieder eroffnete, das Thier künstlich erwärmte und künstliche Respiration unterhielt, kehrte nach sehr langer Zeit das Thier wieder zum Leben zurück, lief umher, frass und lebte noch zwei Tage

Eine besondere Theorie für die Blutbewegung in den Hirngefässen ist von

*) O. Langendorff und R. Zander, Epileptische Krämpfe bei peripherer Vagusreizung. Med. Cbl. 1878. S. 65.

**) Sigm. Mayer, Resultate meiner fortgesetzteu Untersuchungen über die Hemmung und Wiederherstellung des Blutstromes am Kopfe. II. Mitth. Med. Cbl. 1880. Nr. 8.

Derselbe, Ueber ein Gesetz der Erregung terminaler Nervensubstanzen. Sitzber. der Wiener Acad. LXXXI. 3. Abth. S. 121.

A. Mosso, L'irritazione de cervello per anemia Ricerche speriment. fatte nel labor. fisiol. di Firenze. Ref. im Cbl. f. med. Wiss. 1873.

G. Rummo et Ferrammissi, La circulation cérébrale chez l'homme à l'état normal et sous l'influence des substances hypnogènes. (Arch. Italiennes de Biol. XI. p. 272.)

C. S. Roy and C. S. Sherrington, On the regulation of the blood-supply of the brain. The journ. of physiol. XI. p. 85.

A. Money, The experimental production of chorea and other results of capillary embolism of the brain and cord. Med. chir. Transactions LXVIII, p. 277.

***) P. Ferrari, Ueber die experimentelle Verstopfung der Sinus durae matris u. s. w. Med. Jahrb. Wien, 1888, S. 81.

†) S. ferner Th. Meynert, Beiträge zum Verständniss der traumatischen Neurose Wiener klin. Wochenschr. 1889.

††) A. Herzen, A propos des observations de M. Laborde sur la tête d'un supplicié. Rev. med. d. l. Suisse rom. 1885 Nr. 8.

Geigel*) entwickelt worden, nach welcher durch spastische Verengerung der Hirnarterien die Blutgeschwindigkeit in den Capillaren gesteigert, durch active Erweiterung der Arterien verlangsamt werden soll.

Von der Circulation hängt also der Druck der Cerebrospinalflüssigkeit und daher auch der Hirndruck ab. Besonders die pathologische Steigerung des letzteren ist es, welche die Aufmerksamkeit der Kliniker auf sich zog, und deshalb auch von solchen experimentell studirt worden ist.

Wir müssen ihn hier ebenfalls berücksichtigen insoweit, als durch denselben experimentell Störungen der Gehirnfunctionen herbeigeführt werden können.

François Frank**) bestätigt experimentell die bekannte Thatsache, dass durch Erhöhung des Hirndruckes der Puls verlangsamt wird. Er hat denselben dadurch erhöht, dass er eine Canüle mit der Schädelhöhle in Verbindung setzte, in welche von einem Reservoir comprimirte Luft zugeleitet werden konnte. Durch vorübergehenden Hirndruck erzeugt er Hirnerschütterung und dadurch vorübergehenden Herz- und Athmungsstillstand, welcher, wenn das Thier Anstrengungen macht, sich zu befreien oder Krämpfe hat, ausbleibt. Da bei starker Curaresirung, bei Chloroformirung die Erscheinung ebenfalls ausbleibt, so kann sie nicht durch directe mechanische Einwirkung auf die Gefässe, sondern nur durch reflectorische Wirkung erklärt werden. Verfasser erklärt den Meinungen aller übrigen entgegen die Hirnerschütterung als Folge der reflectorischen Anämie der Hirngefässe. Naunyn und Schreiber***) beschreiben die Erscheinungen des künstlichen Hirndruckes ganz ausführlich. Es stimmen dieselben mit denen der Arteriencompression überein. Heinmann†) schliesst aus den Erfolgen seiner Versuche, bei welchen er durch Rotation der Thiere in geeigneter Lage Anämie der inneren und Hyperämie der äusseren Hirnhälfte erzeugt, dass diese Druckerscheinungen, da sie auch nach grossen Blutverlusten auftreten, von Circulationsveränderungen unabhängig sind. Adamkiewicz††) hat den Hirndruck allmählich erzeugt durch die Aufquellung von eingeführten Laminarienstücken. Falkenhain und Naunyn (l. c.) haben denselben vom Ende des Rückenmarkes aus erzeugt, indem sie einen Katheter durch die Dura und Arachnoidea eingeführt haben†††). Die von Koch und Filehne*†) ebenso von Fischer aufgestellte Theorie, dass die Erscheinungen der Gehirnerschütterung von der

*) R. Geigel, Die Circulation im Gehirne und ihre Störungen. Sitzber. d. med. physik. Ges. zu Würzburg. 1889. S. 125.

**) François-Frank, Recherches sur l'influence que les variations de la pression intra crânienne et intra cardiaque exercent sur le rhythme des battements du coeur. Trav. du labor. de Marey. 1877 p. 273.

Derselbe, Note sur les effets cardiaques et vasculaires du choc cérébral. Trav. du labor. de Marey 1877 p. 303.

***) B. Naunyn und J. Schreiber, Ueber Gehirndruck. Arch. f. experim. Path. XIV. S. 1.

†) C. Heinmann, Ueber die Wirkung des Druckes auf die Grosshirnrinde. Arch. f. Anat. u. Physiol. 1884. S. 579.

††) A. Adamkiewicz, Die Lehre vom Hirndruck und die Pathologie der Hirncompressionen u. s. w. Sitzber. d. Wiener Acad. 3. Abth. LXXXVIII. S. 11 u. S. 231.

†††) Vergl. auch N. Cybulski, Zur Frage des Gehirndruckes; Cbl. f. Physiol. 1890, S. 834.

*†) Koch u. Filehne, Arch. f. klin. Chir. XVII. S. 190.

Lähmung der Gehirngefässe herrührt, widerlegen sie, ferner finden sie ausserdem, dass nach künstlicher Hirnerschütterung der Blutdruck steigt (gegen Koch und Filehne). Bei directer Beobachtung der Gefässe bei eröffneter Schädelhöhle bemerkt man, dass nicht immer Gefässveränderungen eintreten und wenn sie eintreten, dass zuerst Verengerung und dann Erweiterung folgt; es sind bei älteren Versuchen Commotionserscheinungen von verschiedenen Autoren, auch an circulationslosen oder entbluteten Fröschen hervorgerufen worden, sie nehmen daher an, dass die Lähmungszustände direct durch Erschütterung der nervösen Substanz bedingt sind.

Leistungen des Gehirnes. Das Gehirn wird als ausschliesslicher Sitz des Bewusstseins und der geistigen Fähigkeiten allgemein angenommen. Schon der anatomische Befund, dass das Gehirn mit allen Nervenfasern schliesslich in Verbindung steht und dass, wenn dasselbe von den Nervenfasern und vom Rückenmark abgetrennt wird, die Muskeln nicht mehr vom Willen beeinflusst werden, und dass die Aussenwelt auf das Bewusstsein nicht mehr wirken kann, weist darauf hin, dass wir im Gehirn den Sitz der geistigen Thätigkeit zu suchen haben. Wir finden auch in der Thierreihe, dass mit der Entwicklung des Gehirnes die geistigen Fähigkeiten des Thieres zunehmen. Bei den Embryonen aller Wirbelthiere sehen sich die Gehirne in einem gewissen Stadium in hohem Grade ähnlich. Je höher aber das Thier in der Entwicklungsreihe steht, umsomehr entfernt sich das Gehirn bei seiner Ausbildung von diesem embryonalen Zustande. Die Gehirne der niedrig stehenden Thiere sehen diesem embryonalen Gehirn am meisten ähnlich, und je entwickelter die geistigen Fähigkeiten der Thiere sind, um so unähnlicher ist das Gehirn diesem Zustande. Dass man das absolute Gewicht des Gehirnes nicht als Mass der geistigen Fähigkeiten benutzen kann, ist selbstverständlich. Einen besseren Anhaltspunkt bietet das Verhältniss des Hirngewichtes zum Körpergewicht. Aber auch hier bekommt man keine richtige Ordnung der Thiere in Bezug auf ihre geistigen Fähigkeiten. Es würde z. B. der Elephant, welcher das klügste Thier ist, eine niederere Stelle einnehmen, als ihm gebührt, da das relative Gewicht des Gehirnes in Bezug auf das Körpergewicht ein verhältnissmässig geringes ist. Johannes Müller hat einen richtigen Massstab der vergleichenden Anatomie entnommen. Er machte nämlich aufmerksam auf das Verhältniss der Grösse der Hemisphären des Grosshirnes zur Grösse der Vierhügel. Je weniger ausgebildet die geistigen Fähigkeiten sind, um so mehr treten die Vierhügel gegenüber den Hemisphären hervor. Beim Frosche liegen die Hemisphären des Grosshirnes, die Vierhügel und das verlängerte Mark mit dem Kleinhirn hintereinander, und die Vierhügel sind die massigsten unter diesen Gebilden. Bei der Schildkröte sind die Hemisphären schon mehr entwickelt, sie erstrecken sich schon zu beiden Seiten der Vierhügel, so dass die letzteren zwischen die Hemisphären eingeschoben erscheinen. Beim Huhne bedecken die Hemisphären schon theilweise die Vierhügel und beim Hunde endlich ist die Bedeckung schon eine vollständige und das Corpus quadrigeminum ist schon bei diesen Thieren

ein verhältnissmässig kleines Gebilde. Aber es liegen beim Hunde noch immer die Hemisphären des Gross- und des Kleinhirnes hintereinander. Beim Menschen sind die Hemisphären des Grosshirnes so bedeutend entwickelt, dass sie sich auch über das Kleinhirn vollständig legen, so dass man bei der Besichtigung des Grosshirnes von oben her das Kleinhirn nicht mehr wahrnehmen kann. Damit steht im Zusammenhang eine von Meynert*) gemachte Beobachtung. Die Grosshirnschenkel bestehen aus zwei Parthien. Die obere Parthie wird als Haube bezeichnet, welche mit Sehhügel und Vierhügel in Verbindung steht, und die untere Parthie, welche in die Hemisphäre des Grosshirnes übergeht, wird als Fuss bezeichnet. Es wird also mit der Entwicklung der Hemisphären im Vergleiche zum Mittelgehirn auch die Entwicklung des Fusses des Hirnschenkels im Vergleiche zur Haube Hand in Hand gehen. Je grösser die Hemisphären im Vergleiche zum Mittelgehirn sind, um so bedeutender muss die Masse des Fusses des Hirnschenkels im Vergleiche zu der der Haube sein, und diese Thatsache wird bestatigt durch die Entwicklung dieser Gebilde in der Thierreihe. Beim Menschengehirn ist der Fuss im Vergleiche zur Haube am mächtigsten ausgebildet. Die Entwicklung der Hemisphäre drückt sich in der Furchung derselben aus; es ist jedoch die Zahl der Furchen uberhaupt natürlich nicht massgebend, da die nicht sehr intelligenten Wiederkäuer ein ziemlich stark gefurchtes Gehirn haben. Ein besserer Massstab jedoch ist die Oberflache des gesammten Gehirnes, nur ist es ausserordentlich schwierig die gesammte Oberfläche desselben zu bestimmen. Solche Bestimmungen sind zuerst von Hermann Wagner**) ausgeführt worden; er hat Goldschaum so auf die Hirnrinde aufgelegt, dass dieselbe vollkommen mit einer Schichte desselben überzogen war. Aus dem Gewichte des verbrauchten Goldschaumes, der in Form kleiner Plattchen auf die Oberfläche gebracht wurde, ergab sich die Grösse der Oberfläche. Er hat bei Menschen von verschiedenen geistigen Fähigkeiten, der Grösse dieser Fahigkeiten entsprechend verschieden grosse Oberflächen beobachtet.

Experimentell hat man die Bedeutung des Gehirnes dadurch festgestellt, dass man dasselbe entfernte und auf die Functionen achtete, welche durch diese Entfernung verschwanden. Es ist klar, je weniger entwickelt die geistigen Fähigkeiten der Thiere sind, um so geringer ist der Ausfall der geistigen Functionen nach der Entfernung des Gehirns. Deshalb eignen sich die niederen Thiere weniger zu diesen Untersuchungen, weil eben der Ausfall ein zu geringer ist. Wird einem Frosche das Gehirn entfernt, so benimmt er sich sehr ähnlich

*) Meynert, Studien über die Bedeutung des zweifachen Rückenmarkursprunges aus dem Grosshirn. Sitzber. d. Wien. Acad. LX. 2. Abth. 1869.

**) H. Wagner, Messbestimmungen der Oberfläche des Grosshirnes. Inaug.-Diss. Cassel, 1864.

einem unversehrten Thiere*). Er weicht Hindernissen aus und kann sie unter gewissen Bedingungen sogar überspringen, auf einer geneigten Ebene steigt er in die Höhe, in die Rückenlage gebracht dreht er sich jedesmal mit grosser Gewandtheit um, im Wasser führt er normale Schwimmbewegungen aus, sucht mit den Augen das Land und springt auf dasselbe. Nach den Beobachtungen Steiner's ist er jeder spontanen Bewegung unfähig. Dieser Angabe widerspricht Schrader**), die Grosshirnexstirpation beseitigte bei Fröschen in seinen Experimenten, bei welchen er die Störungen längere Zeit hindurch beobachtete als Steiner, nicht jede Spontaneität. Die grosshirnlosen Frösche fangen im Sommer Fliegen, wechseln ohne äussere Erschütterungen den Ort, graben sich bei Beginn der Winterkälte ein u. s. w. Andererseits lässt sich wieder bei Säugethieren diese Untersuchungsmethode nicht leicht anwenden, weil ausgewachsene Thiere in Folge der Operation zu Grunde gehen. Es sind die Versuche daher in der Regel bei Vögeln mit günstigerem Erfolge ausgeführt worden. Allerdings sind die Erfolge nicht bei allen Vogelarten die gleichen, so hat Richet***) bei Enten, bei welchen das Grosshirn mit geringerer Blutung als bei Hühnern und Tauben entfernt werden kann, beobachtet, dass ein solches Thier, welchem das Grosshirn vollständig entfernt worden war, auch in psychischer Beziehung sich fast genau wie ein normales benahm; nur wenn dasselbe in die Enge getrieben wurde, konnte es nicht wie ein normales Thier den Ausweg finden. Bei Hühnern ist die Zahl der ausfallenden Functionen schon eine grössere. Es ist zu bemerken, dass die Thiere bei der Operation nur so lange Schmerz äussern als in den weichen und harten Schädeldecken operirt wird, sobald die schichtenweise Abtragung der Hemisphären beginnt, verhalten sich die Thiere ganz ruhig. Wenn sich solche Hühner, denen die ganzen Hirnhemisphären entfernt worden sind, von der Operation erholt haben, zeigen sie besonders in der ersten Zeit eine grössere Neigung einzuschlafen als gesunde; sie sitzen in der Regel mit unter den Flügeln verborgenem Kopfe. Werden sie aufgeschreckt, so laufen sie, ihr Gang ist jedoch ein unsicherer und sie weichen nicht in der Weise wie normale Thiere einem Hinderniss aus, sie kommen ganz nahe an die Hindernisse heran und weichen dann erst denselben aus. In der ersten Zeit müssen sie gestopft werden, später lernen sie selbst zu fressen, wobei sie sich jedoch immer ungeschickter benehmen als normale Thiere. Die Thiere vermeiden es auch nur von geringen Höhen herabzuflattern. Es bleiben dieselben

*) F. Goltz, Beiträge zur Lehre von den Functionen der Nervencentren des Frosches. Berlin 1869 und Centralbl. für d. med. Wissensch. 1868. S. 690 u. 705. J. Steiner, Untersuchungen über die Physiologie des Froschhirns. Braunschweig, 1885.

**) M. E. G. Schrader, Zur Physiologie des Froschgehirns. Pflüger's Arch. XLI. S. 75.

***) Ch. Richet, Expériences sur le cerveau des oiseaux. Bull. de la Soc. de psychol. phys. 1887. pag. 41.

ruhig auf der Hand sitzen und werden sie durch Bewegungen veranlasst dieselbe zu verlassen, so flattern sie mit den Flügeln ängstlich und kommen in unbeholfener Weise zu Boden. Die Entfernung des Futters aus dem Kropfe bei solchen Thieren wird immer mangelhafter, sie magern ausserordentlich stark ab und gehen in der Regel unter Krämpfen zu Grunde. Bei solchen Versuchen ist es sehr wesentlich, dass die Thiere durch längere Zeit hindurch nach der Operation beobachtet werden. Einige Wochen nach Abtragung der Hemisphären beobachtete Voit*) bei Tauben, dass der unmittelbar nach der Operation durch einige Wochen andauernde schlafähnliche Zustand verschwand; die Augen wurden geöffnet, die Thiere gingen umher, sie flogen von freien Stücken wieder auf, die Sinnesthätigkeiten wurden vollkommener, aber sie frassen nicht von selbst. In einem dieser Fälle jedoch hat Voit unzweifelhaft Neubildung von Gehirnmasse beobachtet. Es hatte sich bei einer Taube 5 Monate nach der Operation Hirnmasse in Form zweier mit je einer Höhle versehener Halbkugeln neu entwickelt, welche aus doppelt conturirten Nervenfasern und Ganglienzellen bestanden; diese Beobachtung steht ganz isolirt**). Vollständig tadellose Versuche sind vor einigen Jahren von Schrader***) an diesen Thieren ausgeführt worden. Er hat stets die Section bei den Tauben vorgenommen, um genau zu constatiren, ob alle Grosshirntheile entfernt worden sind und ob keine Nebenverletzungen stattgefunden haben; nur solche, bei welchen das gesammte Grosshirn ohne Nebenverletzung entfernt worden ist, sind berücksichtigt worden. Er fand, dass unter den operirten Tauben besonders in der ersten Zeit nach der Operation eine grosse Mortalität herrschte. Von den Thieren, welche wochenlang lebten, ging noch ein Theil unter den Erscheinungen einer fortschreitenden Abmagerung und geistigen Abstumpfung zu Grunde. Nur in den ersten Tagen der Operation sind die von Flourens beschriebenen Erscheinungen vorhanden, Stupor, Mangel in der selbstständigen Bewegung u. s. w., später gehen die Thiere im Zimmer herum, sie weichen Hindernissen aus, überklettern Wände, sie sind in ihren Bewegungen leicht zu hemmen und in Schlaf zu setzen, es sind also diese Bewegungen keine Zwangsbewegungen. Sie halten sich auf rotirenden Stangen im Gleichgewichte und fliegen von diesen endlich zu Boden, wo sie sanft landen, oder auch auf andere Gegenstände, auf einen Tisch oder eine Stange, welche sie auswählen. Sie haben diese Bewegungen nicht erst gelernt, sondern sie laufen sofort nach der Operation mit Vermeidung aller Hindernisse, sie fliegen jedoch nicht

*) Voit, Beobachtungen nach Abtragung der Hemisphären des Grosshirns bei Tauben. Sitzb. d. bayr. Acad. Math. phys. Cl. 1868.

**) Siehe auch A. Stefani, Ipertrofia del cervelleto etc., s. Jahresber. über d. Fortschr. d. Anat. u. Physiol. physiol. Abth. Litr. 1881. S. 35.

***) M. E. G. Schrader, Zur Physiologie des Vogelgehirnes. Pflüger's Arch. XLIV. S. 175.

selbstständig vom Boden auf. Auf den Knall eines Zündhütchens erschrecken sie, sonst konnte von Gehöreindrücken nichts bemerkt werden. Sie fressen nicht selbstständig, sie gerathen in Brunst, sie schlafen, sie werden unruhig, wenn sie längere Zeit nicht gefüttert worden sind. Alles was sie thun ist einfacher und leichter zu durchschauen als beim normalen Thier. Die Gegenstände der Aussenwelt bestimmen ihr Benehmen, sie wirken aber alle gleich ohne individuelle Färbung; die Thiere lieben nichts und fürchten nichts, sie benehmen sich gegen eine Taube wie gegen ein lebloses Object oder gegen einen Hund. Der brünstige Täuber vermag seinen Geschlechtstrieb nicht zu befriedigen, weil er das Weibchen nicht erkennt; die Mutter füttert die Jungen nicht. Geblendete Vögel benehmen sich in anderer Weise; der Ausfall der optischen Eindrücke hinterlässt bei diesen Thieren einen viel grösseren Defect als bei Kaninchen und Hunden. Säugethiere eignen sich zu solchen Versuchen nicht, weil sie zu rasch zu Grunde gehen. Beim Menschen veranlassen oft verhältnissmässig geringfügige Verletzungen der Hemisphären bedeutende Folgen. Es ist ferner constatirt, dass, wenn die Hemisphären verkümmert sind, die Intelligenz bedeutend herabgedruckt ist, andererseits sind aber Fälle bekannt, in welchen ausserordentlich grosse Verluste an Hirnmasse stattgefunden haben, ohne dass die Intelligenz auffallend verringert worden wäre. Solche Fälle sind beim Menschen beobachtet worden und zwar sind in der Literatur ziemlich viele solche Fälle mitgetheilt, schon von Longet und Anderen. Wir wollen nur einen Fall als Beispiel anführen*), den Dr. Kratter beobachtet hat. Ein Mann wurde bei einem Raufhandel durch einen Schlag mit einem Stein auf das Scheitelbein verletzt, hierbei stürzte derselbe nieder, erholte sich aber bald wieder, so dass er zwei Stunden hierauf selbst die Klage einbringen konnte. Derselbe befand sich 20 Tage hindurch ziemlich wohl und ging seinen gewöhnlichen Verrichtungen nach. Am 21. Tage gab er noch sein Gutachten über den Verlauf von Spielen ab, also war er noch vollständig im Besitze seiner Intelligenz; beim Nachhausegehen stürzte er nieder und in wenigen Minuten war er todt. Bei der nach 18 Stunden vorgenommenen Section fand Dr. Kratter die Lamina vitrea des Scheitelbeines sternförmig zersplittert. Die Splitter waren in die Dura mater eingedrungen. »Die ganze linke Hirnhemisphäre war in eine eitrige, mit Blutstreifen durchzogene Masse verwandelt, in der graue Flocken von Gehirnsubstanz schwammen.« Aus den angeführten Thatsachen müssen wir Folgendes hervorheben: durch die Vernichtung der Grosshirnhemisphären sind die Sinneswahrnehmungen ausserordentlich geschädigt worden. Wir müssen aber bei der Deutung dieser Thatsachen sehr vorsichtig sein und besonders die Reflexbewegungen im Auge behalten. Es fragt sich, ob die operirten Thiere, Hühner, Tauben, noch eine bewusste Empfindung haben, ob sie z. B. Schmerz empfinden.

*) Siehe Brücke's Vorlesungen. II. S. 54.

Longet glaubt dies annehmen zu können, da oft die Thiere, wenn sie gekneipt werden u. s. w., nicht nur mit den Flügeln schlagen, sondern auch oft kläglich schreien. Nun wissen wir, dass beide Erscheinungen reflectorisch sein können, und dass gerade die Entfernung des Grosshirnes solche Vorgänge erleichtert. Dass reflectorisch der Schrei erzeugt werden kann, zeigen die Beobachtungen von Laborde (siehe S. 760) und bezüglich des Schlagens mit den Flügeln ist es ausser allem Zweifel, dass dies reflectorisch hervorgerufen wird. Bezuglich der Gesichtswahrnehmungen giebt Longet an, dass die Thiere bei seinen Versuchen im Dunkeln der mit der Hand bewegten Kerzenflamme mit den Augen folgen. Auch diese Bewegungen können aber reflectorisch vor sich gehen und da die Pupille bei solchen Thieren auf Lichtreize noch reagirt, müssen sie auch als reflectorische Vorgänge betrachtet werden und lassen keinen Schluss auf das Zustandekommen von Gesichtsempfindungen zu. Ganz Aehnliches müssen wir bezüglich des Zustandekommens der Gehörsempfindungen aussprechen; wenn die Thiere in Folge z. B. starker Geräusche plötzlich erschrecken, so kann man dies ganz gut als reflectorische Erscheinung auffassen und es kann nicht als Beweis dienen für das wirkliche Zustandekommen von Gehörsempfindung. Magendie fand, dass Thiere zurückweichen, wenn man ihnen Essigsäure oder Aetzammoniak vorhält; aber die Dämpfe dieser Substanzen wirken nicht blos auf den Olfactorius, sondern auch auf den Trigeminus, von welchem aus sie Reflexe auslösen können. Die wichtigste Erscheinung bei den enthirnten Thieren ist der Verlust an Intelligenz. Die Thiere wissen sich, wenn sie in schwierige Lagen gerathen, nicht mehr zu helfen u. s. w. Es wird diese Thatsache noch ergänzt durch die Beobachtungen an Säugethieren. Wenn nur eine Hemisphäre entfernt worden ist, so hat z. B. Renzi*) bei solchen Thieren gefunden, dass ihr Auge auf der entgegengesetzten nicht blind geworden sei, dass sie aber die geistige Auffassung der Gesichtseindrücke und der Bewegungen der entgegengesetzten Seite verloren haben. Aehnliches theilen Lussana und Lemoigne**) mit. Sie haben bei einer Taube die eine Hemisphäre und das Auge derselben Seite exstirpirt. Diese Taube verhält sich ganz ähnlich, wie eine solche, der beide Hemisphären weggenommen worden sind.

Die Lehre von den Functionen der einzelnen Theile des Gehirnes ist durch die berüchtigte Cranioscopie, welche durch Gall und Spurzheim***) eingeführt worden ist, im Anfang dieses Jahrhunderts in argen Misscredit gebracht worden; nach dieser Lehre zog man aus der Entwicklung der einzelnen Abtheilungen des Schädels Schlüsse auf die besondere Entwicklung bestimmter Anlagen.

---

*) Siehe Sigm. Exner in Hermann's Handbuch II, 2. S. 203.

**) Lussana e Lemoigne. Fisiologia dei centri nervosi encefalici. Padova 1871.

***) Siehe Hermann's Handbuch. II, 2. S. 308.

Die Gehirnrinde.

Wie beim ganzen Gehirn, so hat man auch bei der Gehirnrinde aus dem Wegfall gewisser Erscheinungen an den Thieren nach der Entfernung derselben auf die Functionen dieses wichtigsten Theiles des thierischen Körpers geschlossen. Die wichtigsten Experimente mit dieser Methode sind von Goltz*) ausgeführt worden. Goltz gelang es, Hunde, bei welchen er grössere oder kleinere Theile der Grosshirnrinde entfernt hatte, durch längere Zeit am Leben zu erhalten. Bei den ersten Versuchen brachte Goltz am Schädeldache eine oder mehrere Trepanöffnungen an, durch den Strahl einer Spritze wurden die Gehirnmassen durchwühlt und herausgespült; er hatte durch passende Einrichtungen auf diese Weise einen grossen Theil der Hemisphären entfernen können. Die Haut über der Oeffnung wurde wieder geschlossen und die Wunde zur Heilung gebracht; der Eingriff konnte mehrmals wiederholt werden. Unmittelbar nach der Operation erscheinen die Thiere auf der der operirten Halbkugel entgegengesetzten Seite gelähmt und anästhetisch in Bezug auf Tastsinn und das Auge der gelähmten Seite. Nach Verlauf von Stunden und Tagen besserte sich die Beweglichkeit und die Sensibilität der gelähmten Seite und es kann sich der Zustand so bessern, dass das Thier auf den ersten Blick sich von einem gesunden nicht mehr unterscheidet. Es bleiben aber nichtsdestoweniger gewisse Eigenthümlichkeiten erkennbar, die, so lange die Thiere am Leben erhalten bleiben, sich nicht mehr verlieren. An einem Hunde, welchen Goltz mehrere Monate hindurch nach der Operation am Leben erhalten hatte, war noch Folgendes zu beobachten: Die Hautsensibilität ist, wie schon Schiff**) angegeben hat, auf der der operirten Seite entgegengesetzten Körperhälfte herabgesetzt; das Thier benimmt sich ungeschickt und tölpelhaft mit den Extremitäten der früher gelähmten Seite; es tritt mit denselben z. B. auf den Tisch gestellt über den Rand desselben

*) Fr. Goltz, Ueber die Verrichtungen des Grosshirnes. Pflüger's Arch. XIII. und XIV.

Fr. Goltz u. J. v. Mering, Ueber die Verrichtungen des Grosshirnes. 3. Abth. Pflüger's Arch. XX. S. 1.

Fr. Goltz (mit J. v. Mering u. R. Ewald), Ueber die Verrichtungen des Grosshirns. Pflüger's Arch. XXVI. S. 1.

Fr. Goltz, Zur Physiologie des Grosshirnes. Pflüger's Arch. XXVIII. S. 579.

W. Kriworotow, Ueber die Function der Stirnlappen des Grosshirnes. Diss. Strassburg. 1883.

Fr. Goltz, Ueber die Verrichtungen des Grosshirnes. Pflüger's Arch. XXXIV. S. 451.

J. Loeb, Beiträge zur Physiologie des Grosshirnes. Pflüger's Arch. XXXIX. S. 265.

Fr. Goltz, Ueber die Verrichtungen des Grosshirnes. Pflüger's Arch. XLII. S. 419.

**) Siehe S. Exner, Hermann's Handbuch. II, 2. S. 204.

hinaus, es steigt mit denselben in ein Wassergefäss, gleitet mit ihnen auf glattem Fussboden leicht aus, es nimmt mit denselben oft die unbequemsten Stellungen ein. Die Thiere, welche abgerichtet waren die Pfote zu geben, können dies gar nicht mehr oder doch nur sehr schwer mit der Pfote der früher gelähmten Seite, während sie die andere sehr leicht geben. Sie vermögen mit dem Auge der früher gelähmten Seite ein Stück Fleisch nicht zu erkennen, während sie dasselbe mit dem gesunden Auge sehr leicht erkennen. Drohende Geberden erschrecken das Thier vom kranken Auge aus nicht, wohl aber vom gesunden aus; nachdem dem Thiere das gesunde Auge enucleirt worden war und sich dasselbe von der Operation erholt hatte, konnte es weder das Fleisch erkennen, noch konnte es mehr erschreckt werden und dennoch war das Thier nicht geblendet, da es mit seinem Kopfe den Armbewegungen folgte und beim freien Herumlaufen im Zimmer nirgends anstiess. Das Thier erschien träge und theilnahmslos, da die Gesichtseindrücke in ihm keine Gemüthsbewegungen mehr hervorrufen. Es wagte keinen Sprung mehr von einer höher über dem Boden befindlichen Platte, noch von einem Tische auf den anderen, während andere Thiere, die noch das gesunde Auge erhalten hatten, dies mit Leichtigkeit ausführten. Ganz ähnliche Verhältnisse finden sich bei Hunden, bei welchen Goltz beide Hemisphären auf die beschriebene Weise entfernt hatte. Diese Versuche beweisen im hohen Grade, dass die Hirnrinde der Sitz der geistigen Thätigkeiten ist.

Gegenüber der Lehre von Flourens*) und Longet**), nach welcher alle Bezirke der Hirnrinde ihrer Leistung nach vollständig gleichwerthig sein sollten, haben schon klinische Beobachtungen auf Localisation der Hirnfunctionen hingewiesen d. h. auf die Thatsache, dass verschiedenen Abtheilungen der Hirnrinde auch verschiedene Leistungen zukommen. So hat man in Folge der Degeneration einer bestimmten Stelle der Hirnrinde Verluste des Sprechvermögens beobachtet u. s. w. Meynert kam bei seinen anatomischen Studien zur Anschauung, dass der vordere Theil der Gehirnrinde motorischen und der hintere Theil derselben sensiblen Functionen vorstehe. Diesen Unterschied geben auch heute schon die Anhänger der Flourens-schen Lehre ebenfalls zu. Goltz***) findet auch einen Unterschied zwischen Vorderhirn und Hinterhirn in Bezug auf motorische und sensible Functionen. In ähnlicher Weise spricht sich Gudden†) aus.

*) Flourens, Recherch. experim. sur les propr. et les fonct. du syst. nerv. Paris 1842.

**) Longet, Anatomie und Physiol. d. Nervensystemes. Uebers. von Hein 1847. Vergl. insbes. Bd. I. S. 559 ff.

***) Fr. Goltz, Ueber Verrichtungen des Grosshirnes. Pflüger's Arch. XXXIV. S. 451.

†) v. Gudden, Ueber die Frage der Localisation der Functionen der Grosshirnrinde. Zeitschr. f. Psych. XLII.

Wir müssen daher das Gebiet der Grosshirnrinde in zwei Abtheilungen theilen, in eine vordere motorische Abtheilung und in eine rückwärtige sensible Abtheilung.

Der sichere Nachweis der Eigenschaften des motorischen Rindengebietes ist durch die epochemachende Untersuchung von Fritsch und Hitzig*) geliefert worden. Die Bedeutung derselben erhellt schon allein aus der ungemein grossen Zahl der nachfolgenden Untersuchungen. Sie haben gezeigt, dass, wenn man auf die freigelegte Grosshirnrinde zwei einander nahe Electroden z. B. mit kleinen Knöpfchen versehene 2—3 *mm* von einander entfernte Platindrähte bringt und die ganze Oberfläche damit abtastet, man durch electrische Reize von bestimmten Stellen der Rinde aus gewisse Muskelgruppen zur Contraction bringen kann**). Wird, nachdem die Eletroden auf eine solche wirksame Stelle aufgesetzt worden sind, ein constanter Strom geschlossen (z. B. durch die Oeffnung eines du Bois-Reymond'schen Vorreibschlüssels), so tritt gewöhnlich eine vorübergehende Zuckung ein, wobei jede Electrode den Ort ihrer Wirkung für sich selbst unerregbar, dagegen für die andere Electrode erregbarer macht, so dass nach Umkehrung des Stromes starke Muskelzuckung, ja sogar Tetanus ausgelöst werden kann. Die wirksamen Stromstärken sind so gering, dass auf der mit einem Köpfchen des einen Drahtes berührten Zunge bei Schliessung des Stromes eben eine Gefühlssensation entsteht. Auch die Inductionsströme, die angewendet wurden, hatten nur eine so geringe Stärke, dass sie gerade ein Gefühl der Erregung auf der Zunge hervorriefen. Durch tetanisirende Inductionsströme erhält man bei den schwächsten wirksamen Reizen häufig eine tonische Contraction der zugehörigen Muskelgruppe, welche oft sogleich nach dem Beginne der Reizung an Intensität nachlässt und schliesslich fast vollständig verschwindet. Nach dem Aufhören des Reizes findet gelegentlich Nachbewegung statt, die Muskelgruppe zittert noch einige Zeit fort, ja es kann vorkommen, dass sich diese Bewegungen auf andere Muskelgruppen fortsetzen und schliesslich Krämpfe und vollständig epileptische Anfälle auftreten. Die Rindenfelder, von welchen aus bestimmte Muskeln in Contraction gesetzt werden können, sind nicht so scharf begrenzt nach den Untersuchungen von Exner***), wie nach den bisherigen Thierversuchen angenommen wird. Die Ausdehnung der einzelnen Rindencentren ist eine grössere als bisher angenommen wurde, die wirksamste Parthie liegt in der Mitte des Centrums. Paneth†) hat, um vollständig sicher

*) Fritsch und Hitzig, Ueber die electrische Erregbarkeit der Grosshirnrinde. Arch. f. Anat. u. Physiol. 1870.

**) Die ältere Literatur über Erregbarkeit des Grosshirns überhaupt siehe bei Eckhard in Hermann's Handbuch der Physiologie. II, 2. S. 145.

***) S. Exner, Untersuchungen über die Localisation der Functionen der Grosshirnrinde. Sitzber. d. Wiener Acad. 3. Abth. LXXXIV. S. 185.

†) J. Paneth, Ueber Lage, Ausdehnung und Bedeutung der absoluten motorischen Felder auf der Hirnoberfläche des Hundes. Pflüger's Arch. XXXVII. S. 523.

die Functionen umschriebener Abtheilungen zu constatiren, den wirksamen Theil der Rinde umschnitten und, wenn trotz dieses Vorganges von der umschnittenen Hirnstelle die Function derselben Muskelgruppe erregt werden konnte, sah er als festgestellt an, dass von dieser Rindenstelle aus die entsprechenden Muskel erregt werden können.

Die Stellen der Hirnrinde, von welchen aus Fritsch und Hitzig (l. c.) am Hundehirn durch electrische Reizung bestimmte Muskelgruppen der gegenüberliegenden Seite in Contraction versetzen konnten, sind beim Hunde folgende (s. Fig. 262): Von der mit △ bezeichneten Stelle aus können die Nackenmuskeln in Contraction versetzt werden; das Centrum für die Extensoren und Adductoren des Vorderbeines ist mit +̇, das für die Beugung und Rotation des Gliedes mit +, das für das Hinterbein mit ♯ und das für den Facialis mit ⚯ bezeichnet. Wir können hier nicht alle Orte bei allen Thieren ausführlich anführen, wir wollen aber nur auf die wichtigsten



Fig. 262. Die von Fritsch und Hitzig aufgefundenen motorischen Rindencentren des Hundes.

Mittheilungen der verschiedenen Forscher, die auf diesem Gebiete thätig waren, hinweisen. Beim Hunde sind die Untersuchungen von Ferrier*), Wundt, Nothnagel, Laciani und Tamburini, Balogh, Munk**) ausgeführt worden. Krause***) fand, dass beim Hunde die Reizung des steil abfallenden Theiles des Gyrus praefontalis Schluck- und Stimmbewegungen giebt. Bei electrischer oder mechanischer Reizung einer Stelle des Gyrus sigmoïdeus beobachtete Katschanowski†) bei Hunden Oeffnung der Lidspalten beider Augen, Exophthalmus,

*) Die Function des Gehirns von Ferrier, übersetzt von H. Obersteiner. Braunschweig 1879, eine nach Ferrier's Wunsch geänderte und vervollständigte Uebersetzung seines Werkes: The function of the brain, London 1876.

**) Ueber die Functionen der Grosshirnrinde. Gesammelte Mittheilungen von Hermann Munk. Berlin 1890. August Hirschwald.

***) H. Krause, Ueber die Beziehungen der Grosshirnrinde zum Kehlkopf und Rachen. Sitzungsbericht der Berliner Acad. 1883. S. 1121.

†) P. Katschanowski, Ueber die oculo-pupillaren Centren. Wiener med. Jahrb. 1885. S. 445.

Drehung der Bulbi nach der anderen Seite und Pupillenerweiterung. Aehnliche Erscheinungen beobachtete er bei Reizung des Kopfes des Streifenhügels; die Wirkung auf die Pupille blieb an dem Auge aus, dessen Halssympathicus durchschnitten war. Auch die Durchschneidung der Medulla oblongata, die Reizung des hinteren Vierhügels bedingt auf beiden Augen Pupillenerweiterung. Von den Grosshirncentren aber bekommt man noch Wirkungen nach Zerstörung der Vierhügel. Exner und Paneth*) untersuchten näher die Eigenschaften des Facialiscentrums. Nach Kusik**) liegt das Rumpfcentrum nicht, wie Munk angiebt, im Stirnlappen, sondern es liegt constant zwischen den Extremitätscentren; auf seine Reizung reagiren stets nur die Muskeln derselben Seite. Die entsprechenden Fasern müssen sich also im Rückenmark doppelt kreuzen. Nach Masini***) sind die motorischen Centren des Kehlkopfes bei Hunden über verschiedene Punkte der Hirnrinde verstreut; das Maximum der Erregung erhält man von einem Centrum, welches in der Basis des Gyrus praecruciatus liegt, die Verletzung dieser Stelle wirkt auf die andere Korperhalfte, aber es ist keine dauernde Paralyse die Folge. Die Stimmen der Hunde erscheinen bald wieder so klar wie früher, er schliesst aus dieser Erscheinung, dass für die Bewegungen des Kehlkopfes auch ein subcorticaler Apparat besteht. Bei Affen, Hunden und Kaninchen konnten Semon und Horsley†) durch Reizung eines bestimmten Punktes der Hirnrinde bilaterale Adductionen der Stimmbänder hervorrufen, für die Abduction jedoch haben sie keine Stelle gefunden. Sie schliessen, dass die dem Willen unterworfenen Bewegungen der Stimmbänder in der Rinde ihre Centralstelle besitzen, die automatischen Bewegungen, also die der Athmung in der Medulla oblongata. Ueber die Lage des Stimmcentrums in der Rinde des Menschen hat Rossbach††) Mittheilungen gemacht. Bei Affen wurde die Lage der Centren von Ferrier (l. c.), ferner von Schäfer†††), welcher die Angaben Ferrier's bestätigt, dann von Munk (l. c), dessen Beobachtungen beträchtlich von denen Ferrier's abweichen, angestellt. Am Affenhirn fand Horsley und Schäfer*†) an der medialen Hemisphärenfläche am Gyrus marginalis eine motorische Zone von bedeutender Ausdehnung. Endlich haben noch Angaben über die Lage der motorischen Centren beim Affen Beevor und Horsley**†) gemacht; bei Katzen hat Ferrier, Hitzig, Bourdon-Sanderson Untersuchungen ausgeführt, bei Pferden Munk, bei Schafen Marcacci,

*) S. Exner u. J. Paneth, Das Rindenfeld dee Facialis und seine Verbindungen beim Hund und Kaninchen. Pflüger's Arch. XLI. S. 349.

**) J. Kusik, Experimentelle Studien über die corticale Innervation der Rumpfmusculatur. Inaug. Diss. Dorpat. 1890.

***) G. Masini, Sui centri motori della laringe. Arch. Ital. di Laringologia. Napoli. VIII. p. 45.

†) F. Semon and V. Horsley, In the central motor innervation of the larynx. Brit. med. journ. 1889. p. 1383.

††) M J. Rossbach, Beitrag zur Localisation des corticalen Stimmcentrums beim Menschen. Deutsches Arch. f. klin. Med. XLVI. S. 140.

†††) E. A. Schäfer, Ueber die motorischen Rindencentren des Affengehirns. Beiträge zur Physiol. z. C. Ludwig's 70. Geburtstag. S. 269.

*†) V. Horsley and E. A. Schäfer, Experimental rescarches in cerebral physiology. Proc. Roy. Soc. XXXVI. p. 347.

**†) Ch. E. Beevor and V. Horsley, A minute analysis (experimental) of the various movements produced by stimulating in the monkey different regions of the cortical centre for the upper limb, as defined by Prof. Ferrier. Philos. transact. Roy. Soc. CLXXVIII. B. 153.

bei Kaninchen Ferrier, Fürstner, Nothnagel. Auch bei Meerschweinchen, weissen Ratten, bei der Taube, beim Frosche sind von verschiedenen Untersuchern motorische Erfolge durch Rindenreizung erzielt worden.

Stefani*) hat Nerven gekreuzt verwachsen lassen, namentlich den Radialis und Medianus des Hundes; die Bewegungen nahmen nach dem Verwachsen wieder ganz das normale Aussehen an, obwohl der ursprüngliche die Strecker innervirende Radialis die Beuger innervirte Es konnten solche Extremitäten von den entsprechenden motorischen Rindenbezirken der Extremität aus nicht erregt werden.

Bei der Reizung der Rindencentren durch den electrischen Strom können sowohl die Nervenzellen als auch die in der Rinde befindlichen Nervenfasern erregt werden. Es haben nämlich Braun, Hermann, Hitzig gefunden, dass die Reizerfolge dieselben sind, wenn die oberflächlichen Schichten des Rindencentrums durch Aetzung functionsunfähig gemacht worden sind, woraus folgt, das Nervenfasern, welche unter der geätzten Stelle liegen, gereizt werden.

Es fragt sich hierbei noch immer, ob ausserdem noch die Ganglienzellen der Hirnrinde erregt werden und wir werden später Thatsachen finden, die in der That dafür sprechen, dass nicht bloss Nervenfasern hier erregt werden. Hermann hatte die Ganglienzellenschichte vollständig entfernt und konnte von der unter derselben liegenden Faserschichte aus immer noch dieselben Reizerfolge erzielen, nachdem er durch schichtenweise Abtragung der Rindensubstanz mit dem Messer eine Grube von 1 *cm* Tiefe ausgehöhlt hatte. Braun zeigte, dass wenn die Fasern, welche unterhalb des Rindencentrums liegen, durchschnitten sind (durch einen schrägen Schnitt), die Reizung des Centrums wirkungslos wird. Auch Couty**) sowie Marcacci***) sind der Ansicht, dass bei der Reizung der Rindencentren nur die unter dem Centrum liegende Faserschichte erregt wird. Am erregbarsten fand Asch und Neisser†) die Grenzschichte zwischen grauer und weisser Substanz. Aber nicht nur durch electrische Reizung hat man von der Hirnrinde aus motorische Erfolge erzielt, sondern auch durch mechanische. Vulpian††) konnte jedoch die Angaben von Couty, dass die motorischen Rindenbezirke auch mechanisch erregbar seien, wenn man die Erregbarkeit der Rinde künstlich durch entzündliche Reizung erhöht, nicht bestätigen. Luciani†††) giebt jedoch an, dass er auch durch mechanische Reizung des Sulcus cruciatus ähnliche Erfolge erzielt hat, wie durch electrische Reizung. Katschanowski (l. c.) hat auch durch mechanische Reizung vom Gyrus sigmoideus Be-

---

*) A. Stefani, Die Verheilung von Nerven benützt zum Studium der Functionen der Nervencentren. Arch. f. Anat. u. Physiol. 1886. S. 488.

**) Couty, Sur la non excitabilité de l'écorce grise du cerveau. Compt. rend. LXXXVIII. p. 604.

Derselbe, Six expériences d'excitation de l'écorce grise du cerveau, chez le singe. Arch. de physiol. norm. et path. 1879. p. 793.

***) A. Marcacci, Étude critique expérimentale sur les centres moteurs corticaux. Arch. ital. d. biolog. I. S. 261.

†) E. Asch und A. Neisser, Untersuchungen über die electrische Erregbarkeit der verschiedenen Schichten der Grosshirnrinde. Pflüger's Arch. XL. S. 191 und A. Neisser, Leipziger Diss. 1886.

††) Vulpian, Sur la sensibilité des lobes cérébraux chex les mammifères. Compt. rend. XCV. p. 270.

†††) L. Luciani, Cbl. f. med. Wiss. 1883. S. 897 und Arch. ital. d. biolog. IV. p. 268.

wegungen der Augenlider und des Augapfels erhalten können. Die Erregbarkeit der Rinde ist sehr verschieden und kann durch verschiedene Einflüsse verändert werden. Soltmann*) gab an, dass von der Hirnrinde neugeborener Hunde keine motorischen Erregungen ausgelost werden konnen. Dasselbe fand Albertoni**), er konnte auch keine epileptischen Anfälle auslosen. Bei 18—48 Stunden alten Hunden konnte Paneth***) jedoch die Angabe Soltmann's, welche auch schon von Lemoigne und Marcacci bestritten worden ist, widerlegen. Bekhterieff†) bestatigt jedoch neuerdings die Angabe Soltmann's von der Unerregbarkeit des motorischen Rindenbezirkes bei neugeborenen Hunden. Langlois††) jedoch konnte wieder feststellen, dass durch electrische Reizung von einzelnen Rindenstellen bei neugeborenen Thieren motorische Erfolge erhalten werden können. Bechterew†††) theilt die Thiere in 2 Gruppen; bei jenen, welche mit vollständig ausgebildeten Sinnes- und Bewegungsorganen geboren werden, erhält man motorischen Erfolg bei Rindenreizung bei neugeborenen Thieren, bei den anderen Thieren jedoch: Hunden, Katzen u. s. w. nicht. So lange die Reizströme nicht zu stark sind, so beschränkt sich die Contraction auf eine bestimmte Muskelgruppe und zwar auf jene, welche von der Rindenstelle aus innervirt wird; bei starken Strömen gerathen Muskelgruppen in Contraction, deren Centren dem gereizten Centrum benachbart sind. Bei noch grösserer Verstärkung erstreckt sich die Reizung auf noch grössere Antheile der Musculatur bis schliesslich ein allgemeiner Tetanus ausbricht. Gerber*†) untersuchte die Bedingungen der electrischen Reizungen eingehend; er fand, dass durch Kälte die Erregbarkeit vermindert, durch Wärme erhöht wird; Compression einer Rindenstelle vermindert ebenfalls die Erregbarkeit, wahrscheinlich durch Beeinträchtigung der Circulation. Brown-Séquard**†) behauptet, dass der Erfolg der Rindenreizung von der Lage des Thieres abhängt, wenn z. B. das Thier auf die gereizte Seite gelegt wird, so soll die Reizung gekreuzten Erfolg haben, nach dem Umlegen kann er gleichseitig werden. Die Reizungen werden in der Regel an narkotisirten Thieren ausgeführt; von Morphium wird angegeben, dass es die Reizerfolge regelmässig machen soll. In dem Stadium der Aethernarkose, in welcher die Reflexerregbarkeit gänzlich erloschen ist, ist bisweilen die Erregbarkeit der Rinde noch erhalten, sie kann aber auch schon erloschen sein; bei noch stärkerer Aetherisirung verschwindet sie ganz. Durch Chloroform wird nach Schiff die Erregbarkeit aufgehoben; Chloralhydrat eignet sich nicht zu den Versuchen, es scheint sich ähnlich wie Aether zu verhalten***†). Aducco*††) hatte auf die Hirnrinde

---

*) Siehe S. Exner, Hermann's Handbuch. II, 2. S. 206.

**) P. Albertoni, Contributo alla patogenesi dell' epillessia. Ann. univers. di med. CCXLIX.

***) J. Paneth, Ueber die Erregbarkeit der Hirnrinde neugeborener Hunde. Pflüger's Arch. XXXVII. S. 202.

†) Bekhterieff, De l'excitabilité des centres moteurs de l'écorce cérébrale chez les chiens nouveaux-nés. Arch. slaves d. biol. II. S. 191.

††) P. Langlois, Notes sur les centres psychomoteurs des nouveaux-nés. C. R. soc. de biol. 1889. p. 503.

†††) W. Bechterew, Ueber die Erregbarkeit verschiedener Hirnbezirke bei neugeborenen Thieren. Neurolog. Cbl. VIII. S. 513.

*†) P. Gerber, Beiträge zur Lehre von der electrischen Reizung des Grosshirns. Pflüger's Arch. XXXIX. S. 397.

**†) Brown-Séquard. Compt. rend. CVI. p. 1577.

***†) Siehe Hermann's Handbuch. II, 2. S. 316.

*††) V. Aducco, Sur l'excitabilité de la substance grise dans la zone motrice de l'écorce cérébrale. Arch. ital. d. biolog. XI. p. 192.

Cocaïnlösung aufgeträufelt und fand, dass dadurch die Rindenreizung für längere Zeit wirkungslos gemacht wird, wenn er jedoch die Electroden tiefer einsenkte, so trat Bewegung ein. Er glaubt aus dieser Erscheinung schliessen zu können, dass dadurch bewiesen ist, dass es sich nur um die Reizung der grauen Substanz handelt, weil Nervenfasern, wovon er sich am Ischiadicus überzeugte, der Cocaïnlösung wenig zugänglich seien; Baldi*) macht jedoch diesbezüglich gegentheilige Angaben. Couty**) fand, dass die Rindenreizung so lange bestehen bleibt, bis die letzte Spur der Rückenmarksfunctionen verschwindet, wird die Circulation unterbrochen, so sinkt die Erregbarkeit der Rindenfelder ausserordentlich schnell.

François-Frank und Pitres***) beobachteten nach Einzelreizung Einzelzuckung, wenn die Reize rasch erfolgten, so trat Supperposition, schliesslich Tetanus ein. Die Latenzzeit (die Zeit zwischen Reizmoment und Eintritt der Muskelcontraction) ist um so grösser, je weiter der Muskel vom Reizorte entfernt ist, sie berechnen die spinale Leitungsgeschwindigkeit zu 10 *m* per Secunde. Wenn in Folge starker Reize ausser den gekreuzten Muskeln auch die gleichseitigen theilnehmen, so ist die Latenzzeit grösser; sie geben ferner an, dass die epileptischen Anfälle nur bei Rindenreizen auftreten, nie bei Reizung der darunter liegenden weissen Substanz; ferner, dass zur Reizung dieser letzteren es stärkerer Reize bedarf, und dass bei derselben eine kürzere Latenzzeit nachzuweisen ist. Nach ihren Versuchen†) erzeugen 50 Reize per Secunde Tetanus, nach dem Aufhören der Reizung dauert derselbe an und kann selbst zunehmen. Nach Abtragung der Rinde giebt die Reizung des darunter liegenden Markes diese Erscheinung nicht. Bubnoff und Heidenhain††) fanden ebenfalls, nach Abtragung der Rinde, dass bei Reizung des unter der Rinde liegenden Markes durch Schliessung constanter Ströme in der Morphiumnarkose die Reactionszeit für die gleiche Zuckung kürzer ist, sie ist z. B. von 0,08″ auf 0,055″ verkürzt. Bei Thieren, bei welchen in der Morphiumnarkose die Reflexerregbarkeit erhöht ist, ist auch die Reactionszeit der Rinde auf 0,02″ verkürzt, das ist auf die Zeit, welche der einfachen Nervenleitung zum Muskel entspricht. Bei sehr tiefer Narkose erhöht sich die Reactionszeit wieder sehr stark, bis auf 0,17″ und wird durch Abtragung der Rinde wieder sehr verkürzt. Sensible Reizung (des Ischiadicus) verlängert die Reactionszeit. Sie schliessen aus diesen Ergebnissen, dass die Rinde

---

*) Baldi, Arch. ital. d. biol. XI. p. 70.

**) Couty, Sur quelquesunes des conditions de l'excitabilité corticale. Compt. rend. XC. p. 1168.

***) François-Frank et A. Pitres, Recherches graphiques sur les mouvements simples et sur les convulsions provoquées par les excitation du cerveau. Travaux du laboratoire de Marey. 1878—79. p. 413.

†) François-Frank et Pitres, Recherches expérimentales et critiques sur l'excitabilité des hémisphères cérébraux. Arch. d. physiol. norm. et path. 1885. I. p. 7 u. 149.

††) N. Bubnoff u. R. Heidenhain, Ueber Erregungs- und Hemmungsvorgänge innerhalb der motorischen Hirncentren. Pflüger's Arch. XXVI. S. 546.

selbst bei der Reizung der Hirnoberfläche das erregte Element ist; es spricht hierfür noch, dass bei grossen Morphiumdosen, sowie bei Chloroformvergiftung die Rindenreizung versagt, nach Abtragung derselben aber die Markreizung Erfolg hat. Sie finden ferner, dass durch Reizung der blossgelegten weissen Substanz ebenfalls Epilepsie erzeugt werden kann. Auch François-Frank und Pitres*) haben gefunden, dass die Erregung von der Rindenoberfläche bis zum Muskel um 0,015″ längere Zeit braucht als nach der Entfernung der Rinde von der darunter liegenden weissen Substanz. Krawzoff und Langendorff**) haben beim Frosche die Reactionszeit verglichen bei Hirnreizung, bei Reizung eines hohen Rückenmarksquerschnittes und bei Ischiadicusreizung und sie fanden für die Hirnleitung 0,02″; aus dieser verhältnissmässig langen Dauer schliessen sie auf multiple Uebertragungsprocesse.

Bezüglich der der Zahl der in der Secunde ausgeführten Reizungen der grauen Substanz entsprechenden Zahl der Muskelcontraction hat du Bois-Reymond***) bei Reizung der grauen Substanz des Rückenmarkes beobachtet, dass der Muskelton ein viel tieferer ist als er der Zahl der Reize nach sein soll. Horsley und Schäfer†) geben an, dass, wenn die Frequenz der Reize der Grosshirnrinde, des Hemisphärenmarkes oder des Rückenmarkes 10—12 per Secunde überschreitet, die entstehenden Tetani, wie die willkürlichen eine Oscillation von circa 10 per Secunde aufweisen, trotzdem die Zahl der Reizungen eine viel grössere ist. Da sie beim Nerven selbst bei 30 Reizungen in der Secunde noch vollständige Isorhythmie gefunden haben, so nehmen sie an, dass bei Reizung der grauen Substanz die Ganglienzellen gereizt werden. Griffith††) hat mit dem Schäfer'schen Verfahren die Frequenz der Oscillation der willkürlichen Muskel bestimmt und im

*) Gaz. hebd. d. Paris. 1878. Nr. 1.

**) Krawzoff und Langendorff, Zur electrischen Reizung des Froschgehirnes. Arch. f. Anat. u. Physiol. 1879. S. 90. Siehe ferner: H. de Varigny, Sur les variations de la periode d'excitation latente du cerveau. Arch. d. phys. norm. et path. 1885. I. p. 1. J. Novi et V. Grandis, Sur le temps d'excitation latente par irritation cérébrale et sur la durée des réflexes dans des différentes conditions expérimentales. Arch. ital. d. biol. XI. p. 70 Ferner auch

E. A. Schäfer, A comparison of the latency periods of the ocular muscles on excitation of the frontal and occipito-temporal regions of the brain. Proceed Roy. Soc. XLIII. p. 411.

***) Du Bois-Reymond, Ges. Abhandl. z. allg. Muskel- u. Nervenphysiol. II. S. 30. Leipzig 1877.

†) V. A. Horsley and E. A. Schäfer, Experimental Researches in cérébral physiolog. II. etc. Proceed: Roy. Soc. XXXIX. p. 404. Dieselben: Experiments on the character of the muscular contractions which are evoked by excitation of the various parts of the motor tract. Journ. of physiol. VII. p. 96.

††) W. Griffith, On the rhythm of muscular response to volitionel impulses in man. Journ. of physiol. IX. S. 39.

Mittel 10 per Secunde gefunden. Da er nicht selten bei kürzeren Muskeln einen langsameren Rhythmus gefunden hat als bei längeren, so schliesst er, dass dieser Rhythmus nicht elastischer Natur ist. Es ist jedoch hierbei zu bemerken, dass bei den Transversalschwingungen elastischer Körper die Länge nur einer der Factoren ist, welche die Schwingungszahl bedingen. Zu anderen Resultaten aber kam Limbeck*). Er fand bei electrischer Reizung der motorischen Nerven, der Hirnrinde und des Rückenmarkes vollständig mit den Reizen isorhythmische Muskelcontractionen, die Isorhythmie bestand sogar bei durch sensible Reizung hervorgerufenen reflectorischen Erregungen. Haycraft**) fand bei Reizung des Rückenmarkes mittelst eines Bernstein'schen Unterbrechers, dass die Muskeln einen Ton geben, welcher in der Höhe genau dem des Unterbrechers gleicht; die Angabe früherer Untersucher, dass bei Reizung des centralen Nervensystemes dasselbe nur mit einer gewissen Zahl von Impulsen antworte, führt er darauf zurück, dass die Registrirapparate die Schwingungen bedingt haben.

Mehrere Forscher sind der Ansicht, dass die motorischen Erfolge der Rindenreizung nicht der directen Reizung der centralen Rinde ihre Entstehung verdanken, sondern dass sie reflectorisch zu Stande kommen sollen, d. h. dass sensible Nerven in der Rinde erregt würden, deren Centrum, von welchem aus die Muskeln in Contraction gesetzt werden, ausserhalb der Rinde liegt. Schon Schiff und Brown haben diese Annahme gemacht***)

Wir haben schon S. 781 angeführt, dass Hitzig beobachtet hat, dass unter Umständen durch Rindenreizung epileptische Anfälle hervorgerufen werden. Albertoni†) giebt an, dass Bromkalium die Erregbarkeit der Grosshirnrinde sowie die Neigung zu epileptischen Krämpfen herabsetzt, Atropin erhöht dieselbe. Die Angabe Magnans, dass bei Hunden Gaben von Absinthessenz (5 *g* in den Magen 0,1 bis 0,02 in die Venen) epileptiforme Anfälle hervorrufen, bestätigt Paternatzky††). Er beobachtete auch, dass die epileptischen Anfälle nach der Exstirpation der motorischen Zone ausbleiben, die Hallucinationen aber bestehen bleiben. Auch Rovighi und Santini†††) stellen die

---

*) R. v. Limbeck, Ueber den Rhythmus centraler Reize. Arch. f. exper. Path. XXV. S. 171.

**) John Berry Haycraft, Cbl. f. Physiol. 1890. S. 131.

***) Couty et de Lacerda, Des réactions de la zone du cerveau dite motrice sur les animaux paralysés par le curare, Compt. rend. XCI. p. 1080, nahmen an, dass die entsprechenden Reflexcentren tiefer im Rückenmark liegen.

†) T. Albertoni, Azione di alcune sostanze medicamentose sulla eccitabilità del cervello e contributo alla patologia dell'epilessia. Sperimentale. XLVIII. p. 225.

††) J. Paternatzky, Sur le siège d'épilepsie corticale et des hallucinations. Compt. rend. XCIII. p. 88.

†††) A. Rovighi und G. Santini, Sulle convulsioni epilettiche per veleni; ricerche critico-sperimentali. Publ. del R. Istit. d. studi sup. etc in Firenze, 1882.

motorischen Centra als erste Angriffspunkte der epileptischen Reizung dar. Danillo*) konnte erst dann von dem hinteren Theil der hinteren Rinde epileptische Krämpfe erhalten, wenn die Reizströme so stark waren, dass benachbarte Muskel zuckten, also sicher Stromschleifen durch den vorderen Theil der Hirnrinde gingen.

In Bezug auf den Verlauf der centrifugalen Bahnen, auf welchen die Erregungen von den gereizten Stellen der Hirnrinde zu den Muskeln übertragen werden, giebt Carville und Duret**) an, dass dieselben auch noch nach Zerstörung des Streifenhügels erhalten sind. Gliky***) verfolgte dieselben durch Anlegung von Schnitten und Aufsuchen der wirksamen Stelle auf denselben und fand, dass sie den Streifenhügel umziehen und sich bis in den Fuss des Hirnschenkels verfolgen lassen. Lewaschew*†) giebt an, dass die Betheiligung des Hinterbeines bei starken Reizungen so zu Stande komme, dass bis zum Lendenmarke die gekreuzten Bahnen benutzt werden und erst in diesen die starken Reize die Medianebene überschreiten.

Man hat nicht nur durch Reizung der einzelnen Rindentheile ihre Functionen zu erforschen gesucht, sondern man beobachtete auch die Ausfallserscheinungen, die nach der Exstirpation einzelner Rindentheile festgestellt werden konnten. Werden die Rindentheile, von welchen aus motorische Erfolge durch Reize erzielt werden können, exstirpirt, z. B. das Rindencentrum für die vordere Extremität, so kann man Bewegungsstörungen beobachten, wie sie Goltz (siehe S. 779) nach Zerstörung der Hirnrinde beschrieben hat. Die Thiere benutzen die der operirten Seite gegenüberliegende entsprechende Extremität ungeschickt. Sie stossen mit derselben an wenige Centimeter über dem Boden gespannte Seile an; beim Stehen oder Sitzen gleitet die Extremität leicht nach aussen, sie wird gelegentlich mit der Oberseite statt mit der Unterseite auf den Boden aufgesetzt. Es folgt aus diesen Thatsachen, dass bei den Goltz'schen Versuchen die Zerstörungen eines

---

Siehe auch: François Franck et Pitres, Recherches expérimentales sur les convulsions epileptiformes d'origine corticale. Arch. d. physiol. norm. et path. 1883. II. p. 1 et 101.

*) S. Danillo, Darf die Grosshirnrinde der hinteren Portion als Ursprungsstätte eines epileptischen Anfalles betrachtet werden? Arch. f. Anat. u. Physiol. 1884. S. 79, siehe auch Th. Ziehen, Ueber die Krämpfe infolge electrischer Reizung der Grosshirnrinde. Arch. f. Psychiatr. u. s. w. XVII. S. 99 und Unverricht, Die Beziehungen der hinteren Rindengebiete zum epileptischen Anfall. Deutsch. Arch. f. klin. Med. XLIV. S. 1.

**) Carville et Duret, Sur les fonctions des hémisphères cérébrales. Arch. d. physiol. norm. et path. 1875.

***) Gliky, Ueber die Wege auf denen d. dr. electr. Reiz. der Grosshirnrinde erregt. motorisch. Thätigkeiten dr. d. Geh. hindurch fortgeleitet werden. Eckhard's Beitr. z. Anat. u. Phys. VII.

*†) Lewaschew, Ueber die Leitung der Erregung von den Grosshirnhemisphären zu den Extremitäten. Pflüger's Arch. XXXVI. S. 279.

entsprechenden motorischen Rindencentrums der Grund der von ihm beschriebenen bezüglichen Erscheinungen ist. Diese Motilitätsstörungen treten nur ein, wenn das entsprechende Rindencentrum, dessen Reizung die zugehörige Extremität in Bewegung setzt, zerstört oder exstirpirt wird. Nothnagel beobachtete zuerst, dass die Motilitätsstörungen sich allmählich verlieren; sie verschwinden nach Tagen, nach Wochen oder auch erst nach Monaten. Hierher gehören zahlreiche Beobachtungen, die von Hitzig und von Munk (l. c.) angestellt worden sind, ferner von Ferrier und Yeo*), von Loeb**), von Hertzen und Löwenthal***) und von Sanger-Brown†). Bei einer Anzahl von Hunden haben Exner und Paneth††) mit möglichster Schonung der weichen Hirnhaut in der motorischen Parthie des Hundehirnes den Gyrus sigmoideus umschnitten und so die Associationsfasern durchtrennt und die Projectionsfasern geschont. Die Wirkung dieser Operation war die gleiche, als ob sie die Stelle exstirpirt hätten. Wenn auch ein Theil dieser Wirkung auf die Circulationsstörung geschoben werden muss, so schliessen sie doch auf die Betheiligung der Associationsfasern, da nach Circulationsstörung (z. B. durch Abheben der weichen Hirnhaut) die Erregbarkeit rascher erlischt.

Die Exstirpation oder Zerstörung der motorischen Rindencentren haben nicht nur Störungen motorischer Functionen, sondern auch anatomische Veränderungen zur Folge. Es treten Atrophien auf, die sich durch das ganze Centralnervensystem hindurch erstrecken. So hat Sherrington†††) bei Hunden, bei welchen die Rinde in der Gegend der motorischen Centren und der hinter demselben liegenden Theilen zerstört worden waren, Degeneration im Rückenmark gefunden. Nach einseitiger Zerstörung treten solche Degenerationen in beiden Rückenmarkshälften im Dorsalwinkel der Seitenstränge auf; er glaubt, die degenerirten Fasern seien keine Pyramidenfasern, die Degeneration sei verschieden von der bei einfacher Durchschneidung. Ziehen*†) jedoch findet nach einseitiger Exstirpation motorischer Zonen beim Hund secundäre Degeneration nur im gekreuzten Seitenstrang des Rückenmarkes. Sher-

---

*) D. Ferrier and G. F. Yeo, The effects of lesions of different regions of the cerebral hemispheres. Proceed. Roy. soc. XXXVI. S. 222.

**) J. Loeb, Die elementaren Störungen einfacher Functionen nach oberflächlicher umschriebener Verletzung des Grosshirnes. Pflüger's Arch. XXXVII. S. 151.

***) A. Hertzen und N. Löwenthal, Un cas d'exstirpation bilatéral du gyrus sigmoïde chez un jeune chien. Recueil zool. suisse. IV. p. 71.

†) Sanger-Brown, Removal of parts of brain. Proceed. phys. soc. 1887. (Journ. of physiol. VIII.) p. IX.

††) S. Exner und J. Paneth, Versuche über die Folgen der Durchschneidung der Associationsfasern am Hundehirn. Pflüger's Arch. XLIV. p. 544.

†††) C. S. Sherrington, On secondary and tertiary degenerations in the spinal cord of the dog. Journ. of physiol. VI. p. 177.

*†) Ziehen, Secundäre Degeneration nach Exstirpation motorischer Rindenfelder. Arch. f. Psych. u. s. w. XVIII. S. 300.

rington*) bezeichnet das Gebiet der Hirnrinde, dessen Verletzung Degeneration im Rückenmark zur Folge hat, als Rückenmarksgebiet (Cord-Area); nach Versuchen an Affen fällt dasselbe nicht vollständig mit den motorischen Regionen zusammen. Ferner sei die Degeneration diffus, auch wenn ganz kleine Gebiete verletzt worden sind. Wir müssen hier vorgreifend bemerken, dass auch die Verletzung sensibler, also hinterer Rindentheile Degenerationen zur Folge haben, wie Monakow**) beobachtet hat. Er fand zuerst beim Kaninchen und später bei Katzen, dass in Folge der Exstirpation der sogenannten Sehsphäre Atrophie der infracorticalen Opticuscentra (Corpus geniculatum ext., Pulvinar) sich entwickelt, nach 4—8 Wochen tritt diese Degeneration ein. Bei unmittelbar nach der Geburt operirten Katzen scheint auch der Tractus opticus zu atrophiren. Ausser diesen beiden Methoden der Reizmethode und der Exstipationsmethoee ist auch noch eine andere Untersuchungsmethode empfohlen worden. So empfiehlt Beatson***) die experimentelle Hervorrufung der Drehkrankheit der Schafe durch Fütterung der Taenia coenurus zum Studium der Localisationsfrage. Er bemerkt, dass die Cysten in sehr entfernten Organen Störungen hervorrufen, die nach der Entfernung der Cysten verschwinden.

Die motorischen Hirncentra sind wie die Untersuchungen von Betz†) gezeigt haben auch histologisch ausgezeichnet, indem diese motorischen Rindenpartien ausserordentlich grosse pyramidenförmige Ganglienzellen enthalten: diese stehen zwischen den gewöhnlichen der vierten Rindenschichte in zerstreut liegenden Gruppen und besitzen zwei grosse Fortsätze und mehrere kleine, sind grösser als irgend welche Ganglienzellen des ganzen Nervensystemes des Hundes; er nennt sie daher Riesenpyramiden. Nach Obersteiner kommen dieselben auch an der medialen Fläche des Gehirnes vor, dort wo sich der Sulcus cruciatus in die Fissura callosomarginalis fortsetzt.

Das hintere Gebiet der Hirnrinde muss als sonsorisches Gebiet bezeichnet werden und zwar bezeichnet man hier die einzelnen Abtheilungen als sensible Rindencentren. Die wichtigste Methode der Untersuchung, welche in diesem Gebiete angewendet wird, ist die Exstirpationsmethode; nur Ferrier hat die Reizmethode angewendet, aber mit derselben nicht vollständig zuverlässige Resultate erhalten. Er fand nämlich, dass von diesen sensiblen Rindenfeldern auch tetanische Bewegungen ausgelöst werden können, welche er als Reflexbewegungen auffasst. Die Beob-

*) C. S. Sherrington, On nerve-tracts degenerating secondarily to lesions of the cortex cerebri (preliminary). The journ of physiol. X. p. 429.

**) v. Monakow, Experimentelle und pathologisch-anatomische Untersuchungen über die Beziehungen der sogenannten Sehsphäre zu den infracorticalen Opticuscentren und zum Nervus opticus. Arch. f. Psych. u. s. w. XVI. S. 151 u. 317.

***) G. T. Beatson, The disease called sturdy in sheep in its relation to cerebral localisation. Journ. of anat. and physiol. XIV. p. 205.

†) Betz, Anatomischer Nachweis zweier Gehirncentra. Cbl. f. d. med. Wiss. 1874. S. 578 u. 595.

achtungen Munks, der die Exstirpationsmethode benutzte, weichen ziemlich beträchtlich bezuglich der genauen Localisation der Functionen der einzelnen Rindenpartien des sensiblen Gebietes von jenen Ferrier's ab.

Wir wollen uns in Folgendem auch an die Munk'schen*) Beobachtungen halten. Hitzig**) hat zuerst gefunden, dass Verletzungen im Bereiche der Hinterlappen beim Hunde Blindheit des gegenüberliegenden Auges und Dilatation der Pupille desselben hervorrufen. (Die Windungen *o* und *n*, Fig. 263). Gleichzeitig und unabhängig von diesen Beobachtungen hat auch Ferrier ähnliche Beobachtungen gemacht. Die Untersuchungen Munck's folgten nach. Nach Munk befinden sich die Rindenfelder des Auges im Hinterhauptslappen wie nach den Beobachtungen Hitzig's und Ferrier's, und zwar bei *A* (Fig. 263). Bei *o* und *n* ist die Stelle, an welcher Hitzig, *m* die Stelle, an welcher Ferrier operirte. Nach den Angaben Munk's beobachtet man, wenn die Rinde der Fläche *A* vollständig vernichtet ist, dass der operirte Hund auf dem gegenüber liegenden Auge vollständig blind ist, und dass er, wenn das gleichseitige Auge verbunden wird, an Hindernissen anstösst und sich nicht von der Stelle wagt. Erst nach Wochen bessert sich der Zustand so

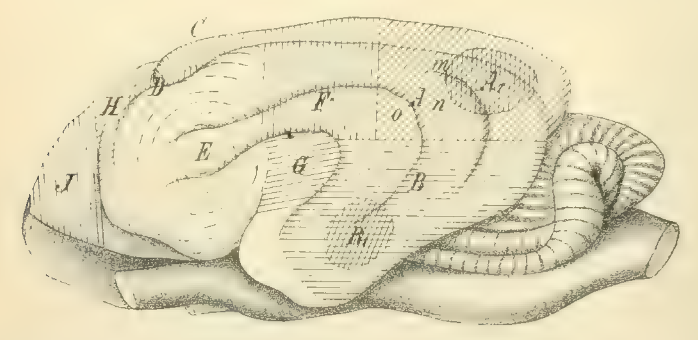


Fig. 263. Die von Munk beim Hunde aufgefundenen Rindencentren.
A Sehsphäre, *B* Hörsphäre, *C*—*J* Fühlsphäre. *C* Hinterbeinregion, *D* Vorderbeinregion, *E* Kopfregion, *F* Augenregion, *G* Ohrenregion, *H* Nackenregion, *J* Rumpfregion.

weit, dass das Thier bei langsamen Gehen Hindernissen ausweichen kann. Wenn er nur die kreisförmige, dunkler gezeichnete Stelle der Rinde *A* extirpirt, so verhält sich das Thier nicht wie ein auf dem gegenüber liegenden Auge blindes, sondern es benimmt sich so, als hätte es die Erinnerungsbilder der früheren Gesichtsvorstellungen vergessen. Wenn das gesunde Auge verbunden wurde, oder wenn auf beiden Seiten diese Theile der Rinde zerstört worden sind, so findet sich das Thier gegenüber Hindernissen noch zu recht; es freut sich aber nicht mehr über den Anblick eines sonst lebhaft begrüssten Menschen, es kümmert sich nicht mehr um andere Hunde, es findet nicht mehr den Futtertrog, es wird nicht mehr durch die Peitsche geschreckt, es konnte nicht mehr die Pfote reichen, welche es vor der Operation ohne Anstand gegeben hatte. Also wir finden hier Erscheinungen, die auch Goltz bei seinen Hirnexstirpationen gefunden hat. Munck konnte auch constatiren, wie solche Thiere wieder sehen lernten und die verloren gegangenen Erinnerungsbilder sich wieder erwarben. Auf Grund dieser Beobachtungen unterscheidet daher Munk

*) Ueber die Functionen der Grosshirnrinde. Gesammelte Mittheilungen von Hermann Munk. Berlin 1890. August Hirschwald.

**) Hitzig, Untersuchungen über das Gehirn. Cbl. f. d. med. Wiss. 1874. S. 548.

zwei Arten corticaler Blindheit, die **Rindenblindheit**, welche hervorgerufen wird durch Exstirpation des Feldes *A* mit Ausnahme des stark schraffirten mittleren Theiles, das Thier erhält in diesem Falle wirklich keine Gesichtsvorstellungen mehr; und die **Seelenblindheit**, welche nach Exstirpation der stark schraffirten Stelle der Rinde *A* eintritt, in diesem Falle hat das Thier die Erinnerungsbilder verloren und versteht daher die Gesichtseindrücke nicht mehr. In ähnlicher Weise unterscheidet **Munk** eine Rindentaubheit und Seelentaubheit u. s. w.

Wir haben schon vorher erwähnt, dass Monakow*) nach Exstirpation der sogenannten Sehsphäre Degeneration der centralen Opticusbahnen constatirt hat; er verglich die Degeneration, die er nach Exstirpation der Bulbi erhalten hat, mit denen, die er nach Exstirpation der sogenannten Sehsphäre bekam. Ein Hund, dessen Sectionsbefund er mittheilt und welchem im Alter von zwei Tagen beide Bulbi enucleïrt worden waren, lebte 6 Monate. Er unterschied mit Sicherheit Freunde und Bekannte, folgte den letzteren im Laufe nach, ohne irgendwo anzustossen, mit überraschender Sicherheit vermied er alle Hindernisse. Er lief flink über Treppen, sprang aber nur sehr ungern von einem unbekannten Gegenstand herab, und zeigte auffallend geringe Abnormitäten in seinem ganzen Benehmen. Monakow giebt den Faserverlauf nach seinen Versuchen an zwischen der Netzhaut und der Hirnrinde. Es sind schon mehrere Fälle von Blindheit beim Menschen beschrieben worden, die in Folge von Affectionen der Occipitallappen eintraten. Oulmont**) theilt einen Fall mit, in welchem plötzliche Blindheit aufgetreten ist neben anderen Symptomen; bei der Section fand man weisse Erweichung der Hinterhauptslappen. Wenn bei Katzen und Hunden Thompson und Brown***) am hinteren Theile des Occipitallappens, und zwar bei Katzen ein Stück von wenigstens 2 *cm* im Durchmesser und 0,5 *cm* Dicke, bei Hunden von 3 *cm* Durchmesser und 1 *cm* Dicke ausschnitten, so waren die Thiere stets total blind, und zwar ausschliesslich am gekreuzten Auge. Es folgt aus diesen Versuchen, dass die Sehnervenkreuzung bei diesen Thieren eine vollständige ist. Wenn sie bei Affen den ganzen Occipitallappen mit Ausnahme des Gyrus angularis entfernten, so zeigten die Thiere eine permanente, gekreuzte, homonyme Hemianopsie; die Exstirpation des Gyrus angularis selbst brachte bei Affen keine Sehstörung hervor. Es ist also bei Affen die Sehnervenkreuzung eine unvollständige. Einer von diesen doppelt operirten Affen lebte 231 Tage und das Thier war bis zu seinem Tode an beiden Augen völlig blind mit Ausnahme des äussersten Theiles des rechten Gesichtsfeldes, an welchem sehr geringes Sehvermögen bestand. Das Rindencentrum für Gehörsempfindungen

---

*) C. v. Monakow, experimentelle und patholog.-anatom. Untersuchungen über die optischen Centren und Bahnen. Arch. f. Phych. N. F. XX.

**) P. Oulmont, Cécité subite par ramolissement des deux bobes occipitaux. Gaz. hebd. d. méd. et de Chir. 1889. p. 607.

***) Gilman Thompson and Sanger-Brown, Experiments upon the cortical sight centre. Researches of the Loomis Laboratory. New-York 1890. I. p. 13.

liegt nach Munk (l. c.) im ganzen Schläfenlappen. Das Rindencentrum für die Geruchsempfindungen, die sogenannte Riechsphäre, liegt nach Munk im Gyrus hippocampi, da bei einem Hunde, welcher (nach der Exstirpation beider Sehsphären) den Geruchsinn verloren hatte, beide Gyrus hippocampi bei der Section sich hochgradig verändert und zerstört fanden. Die Fühlsphäre entspricht demjenigen Theile des Hinterhirnes, welcher nicht dem Auge und Ohre angehort*). Moeli**) hat die einzelnen Rindenbezirke durch Cauterisation zerstört und gefunden, dass kein Ersatz durch die andere Hemisphäre stattfindet. Vitzou***) bestätigt die Beobachtungen Munks.

Schiff [Contributions à l'étude des effects des bobines d'induction sur le système nerveux. Arch. de science phys. et natur. (3) I. 226] beobachtete, dass sich bei Hunden die Sensibilität einer in die Spirale eines thätigen Inductionsapparates gesteckten Extremität besserte, wenn sie sie durch Läsionen der Hirnrinde eingebüsst hatten.

Dass die Rinde direct durch centripetale Bahnen beeinflusst wird, zeigen die Untersuchungen verschiedener Forscher, unter anderen die von Dorta†), welcher die Schiff'schen Beobachtungen bestätigt, nach welchen in Folge sensibler Reizung einzelne bestimmte Stellen der Hirnrinde erhöhte Temperatur gegenüber den andern zeigen. Da er an frisch getödteten Thieren ebenfalls eine Temperatursteigerung nachweisen konnte, so ist diese Erscheinung von der Circulation unabhängig. Aehnliche Versuche haben Corso, Danzi, Musso gemacht. An diese thatsächlichen Beobachtungen ist eine grosse Reihe von theoretischen Erörterungen angeschlossen worden, in welche wir uns hier nicht einlassen wollen.

Es ist einleuchtend, dass die von Fritsch und Hitzig und ihren Nachfolgern gemachten Beobachtungen von äusserster Wichtigkeit für die Gehirnphysiologie sind; abgesehen von der Frage, ob bei der Erregung motorischer Centren in denselben befindliche Ganglienzellen oder Nervenfasern nur gereizt werden, sind jetzt die Ausgangspforten für die motorischen Erregungen der Hirnrinde gefunden, da man von ganz bestimmten Stellen der Hirnrinde aus durch Erregungen derselben ganz bestimmte Muskelgruppen in Thätigkeit versetzen kann. Ebenso wichtig sind die Beobachtungen, durch welche der Zusammenhang gewisser Rindenpartien mit bestimmten Sinnesorganen nachgewiesen ist. Flourens††) hat aus den Ergebnissen seiner Versuche geschlossen, dass

---

*) Brown-Séquard, Recherches sur la localisation des conducteurs des impressions sensitives dans les diverses parties de l'encephale et sur la pathogémie des anesthésies de cause encéphalique. Arch. de physiol. norm. et path. (5). I. p. 484.

**) C. Moeli, Versuche an der Grosshirnrinde des Kaninchens. Arch. f. path. Anat. LXXVI. S. 475.

***) A. N. Vitzou, Contribution à l'étude du centre cérébro-sensitif visuel chez le chien. Compt. rend. CVII. p. 279.

†) T. Dorta, Etude critique et expérimentale sur la température cérébrale à la suite d'irritation sensitives et sensorielles, Thèse inaug. Genève. 1889.

††) Archives générales de Médecine. 1. ann. T. 2. 1823. p. 321. Recherches expérim. sur les propriétés et les fonctions du système nerveux. Paris. 1 édit. 1824. 2 édit. 1842.

alle Theile des Grosshirnes in gleicher Weise die characteristischen Functionen desselben ausführen, so dass die einzelnen Abschnitte des Grosshirnes nicht mit bestimmten Functionen, die von anderen nicht ausgeführt würden, betraut erscheinen. Mit dem gleichmässigen Abtrennen des Grosshirnes sollte auch entsprechend die Wahrnehmung und das Wollen abnehmen, und wenn der Verlust kein zu grosser war, so sollte der Rest des Grosshirnes mehr weniger vollkommen die Functionen des ganzen Grosshirnes wieder gewinnen. Durch die erwähnte Untersuchung von Fritsch und Hitzig wurde aber gezeigt, dass gewisse Stellen der Hirnrinde vor allen übrigen dadurch ausgezeichnet sind, dass von ihnen aus bestimmte Muskelgruppen in Contraction gesetzt werden können, und da sie auch nach Exstirpation dieser Rindenpartien entsprechende Bewegungsstörung beobachtet haben, so schlossen Fritsch und Hitzig, dass die Flourens'sche Lehre unrichtig ist »dass viel mehr sicher einzelne seelische Functionen, wahrscheinlich alle zu ihrem Eintritte in die Marterie oder zur Entstehung aus derselben auf circumscripte Centra der Grosshirnrinde angewiesen sind.« Von den Gegnern der Localisationstheorie wurde besonders hervorgehoben, dass die durch die Exstirpation gesetzten Störungen mit der Zeit sich allmählich wieder ausgleichen; daraus schloss man, dass eine strenge Localisation der geistigen Functionen auf bestimmte Centren nicht nachgewiesen sei, und dass andere Rindentheile allmählich die Functionen der verloren gegangenen wieder aufnehmen konnten. Besonders Goltz vertheidigte die alte Flourens'sche Lehre bis in die neueste Zeit. Er gab immer an, dass es gleichgiltig ist, welcher Theil des Gehirnes zerstört würde, ob vorne oder rückwärts, dass immer dieselben Erscheinungen auftreten, und der grösste Theil der Störungen mit der Zeit verschwindet, nur ein kleiner Theil bleibt zurück. Der erhaltene Rest des Grosshirnes soll die Functionen des ganzen Grosshirnes wieder gewinnen, nur die bleibenden Störungen sind nach Goltz's Ansicht Ausfallerscheinungen, die die eigentlichen Folgen der Vernichtung der Grosshirnsubstanz darstellen; die vergangenen Störungen fasst er als Hemmungserscheinungen auf. Später jedoch hat Goltz*) selbst schon einen Unterschied zwischen dem Vorderhirn und Hinterhirn in Bezug auf motorische und sensible Functionen angegeben. Er findet bei Hunden auffallend verschiedene Veränderungen des Characters, je nachdem die Rinde des Vorder- oder Hinterhirnes entfernt ist. Leonore Welt**) stellt eine grosse Anzahl Fälle von Läsionen des Stirnhirnes vom Menschen zusammen und findet, dass die Veränderungen des Characters, wie sie Goltz beschrieben hat, in einigen Fällen eintraten. Die Ursache hiervon ist nach ihrer Ansicht jedoch

---

*) Fr. Goltz, Ueber Verrichtungen des Grosshirnes. Pflüger's Arch. XXXIV. S. 451.

**) Leonore Welt, Ueber Characterveränderungen des Menschen in Folge von Läsionen des Stirnhirnes. Deutsch. Arch. f. klin. Med., XLII. S. 339.

nicht der Wegfall der lädirten Partie, sondern es sind bestimmte Veränderungen gewisser erhaltener Theile des Stirnhirnes selbst. Auch Gudden kommt, trotzdem er kein Anhänger der Localisationstheorie ist, zum Schlusse, dass das Vorderhirn mit den motorischen Functionen und das Hinterhirn mit den sensiblen Functionen betraut ist. Luciani und Seppilli*) geben ebenfalls eine genaue Localisation der Functionen der Hirnrinde bei Hunden und Affen an**).

Ausser den erwähnten Functionen der Hirnrinde können noch andere angeführt werden. Es ist hierbei zu bemerken, dass wir für keinen einzigen reflectorischen Vorgang die Hirnrinde als reflectorisches Centrum kennen, so dass wir also bis jetzt bestimmt aussagen können, dass innerhalb der Hirnrinde keine reflectorischen Vorgänge, für welche die Hirnrinde das Centrum ist, ablaufen. Man hat bei Reizungen, ferner bei Kauterisation der Hirnrinde Einflüsse auf das Herz und das Gefässsystem gefunden***). Bufalini†) giebt an, dass bei Reizungen der Regionen der Rinde für Kieferbewegung bei Kaninchen und Meerschweinchen auch vermehrte Magensecretion und Temperaturerhöhung desselben eintreten. Bechterew und Mislawski††) bestätigen die Beobachtungen von Lépine und Bochefontaine, dass Secretion der Submaxillaris bei Rindenreizung eintreten kann, von der Külz, ferner Külz und Braun bemerken, dass sie nur bei sehr starker Reizung, bei welcher auch gleichzeitige Contraction der Gesichtsmuskeln eintritt, zu beobachten sei.

Bechterew und Mislawski haben bei curaresirten Thieren und bei schwacher Reizung verschiedener Rindenstellen sowohl die Secretion der Submaxillaris und der Parotis hervorrufen können. Eckhard†††) bestreitet diese Angaben.

Bechterew und Mislawski*†) haben ausserdem Einflüsse auf den Darm und auf den Magen beobachtet. Vulpian**†) beobachtete die visceralen Erscheinungen, welche die durch Rindenreizung hervorge-

---

*) L. Luciani und G. Seppilli, Die Functionslocalisation auf der Grosshirnrinde an Thierexperimenten und klinischen Fällen nachgewiesen. Deutsch von M. O. Fränkel, Leipzig 1886.

**) Vergl. auch A. v. Korányi, Zur Physiologie der hinteren Theile des Grosshirns; Cbl. f. d. med. Wissensch. 1890, Nr. 28 u. 29.

***) Siehe Hermann's Handbuch II. 2. S. 318.

†) G. Bufalini, Dell' influenza dell' eccitazione della corteccia cerebrale etc. Rendiconto delle ricerche sperimentali exguite nel gabinetto fisiol. die Sienna. Anno 1878—79. II. p. 55. Sienna 1879.

††) W. Bechterew und N. Mislawski, Zur Frage über die die Speichelsecretion anregenden Rindenfelder. Neur. Cbl. VII. S. 563 u. VIII. S. 190.

†††) Siehe Eckhard, Die Speichelsecretion bei Reizung der Grosshirnrinde. Neurol. Cbl. VIII. S. 65. Bechterew und Mislawski, Neur. Cbl. VIII, 7, Fluck, Die Grosshirnrinde in ihrer Stellung zur Speichelsecretion. Diss. Giessen, 1889.

*†) Bechterew und Mislawski, Ueber centrale und periphere Darminnervation. Arch. f. Anat. u. Physiol. 1889. Suppl. S. 243 und zur Frage der Innervation des Magens. Neurol. Cbl. 1890, Nr. 7.

**†) Vulpian, Compt. rent. C. et CI.

rufenen epileptischen Anfälle begleiten; der Puls wird verlangsamt, ebenso wird die Athmung verlangsamt, vertieft und aussetzend, es tritt vermehrte Salivation, vermehrte Gallensecretion ein, die Harnsecretion und Schweisssecretion setzt aus, die Pancreassecretion wird nicht verändert. Nach mechanischer Verletzung oder Kauterisation der vorderen Hirnlappen des Kaninches beobachtete Richet*) eine allgemeine Temperatursteigerung bis fast 43° C.

Wenn die Aufmerksamkeit des Individuums durch äussere Eindrücke oder psychische Arbeit in Anspruch genommen wird, so fand Mosso**) Veränderungen in den Circulationsverhältnissen des menschlichen Korpers; jedoch sind die Beobachtungen bisher nicht übereinstimmend und vieldeutig.***)

Nach Ott†) finden sich 6 Centren im Gehirne, deren Verletzung zur Temperatursteigerung führt. Gegenüber den Angaben von Eulenburg und Landois über die thermischen Wirkungen von Reizungen und Exstirpationen der Hirnrinde theilt Raudnitz††) mit, dass nur dann Temperaturerhöhung eintritt, wenn Bewegungen und epileptische Anfälle eintreten, bei curaresirten Thieren jedoch ausbleibt. Der durch Rindenreizung erzeugte epileptische Anfall bewirkt einen Gefässkrampf mit starker Drucksteigerung, nach den Beobachtungen von François-Franck†††). Er beobachtete, dass nach einfachen, nicht von epileptischen Anfällen begleiteten Reizungen der motorischen Bezirke in Folge reflectorischer Wirkung Gefässerscheinungen auftreten. Auch trophische Störungen sind beobachtet worden. Langlois und Richet*†) fanden bei einem sehr geschwächten Hunde 14 Tage nach Exstirpation der rechten motorischen Rindenzone Geschwüre an der äusseren Fläche der beiden Tibiotarsalgelenke, Leucoma der rechten Hornhaut nach Abtragung der rechten Occipitalgegend. Speck**†) tritt gegen die Schlüsse Zülzer's auf, der aus dem Verhältnis von Stickstoff und Phosphorsäure im Harne auf die Betheiligung des Gehirnes am Stoffwechsel schliesst. Durch Versuche am Menschen kommt er zum Schlusse »das Endresultat der Versuche ist das, dass die geistige Thätigkeit direct auf den allgemeinen Stoffwechsel keinen Einfluss übt. Die

---

*) Ch. Richet, De l'influence des lésions du cerveau sur la temperature. Compt. rend. XCVIII. p. 827.

**) Hermann's Handbuch. II, 2. S. 288.

***) Siehe Basch, Die volumetrische Bestimmung des Blutdruckes am Menschen. Wiener med. Jahrbücher. 1876.

†) J. Ott, Heat-centres in Man. Brain. 1889. p. 433.

††) R. W. Raudnitz, Ist ein unmittelbarer Einfluss der Grosshirnrinde auf die Gefässe nachgewiesen? Arch. f. patholog. Anat. CI. S. 276.

†††) François-Franck, Influence des excitations simples et epileptogènes du cerveau sur l'appareil circulatoire. Compt. rend. CVII. p. 351.

*†) P. Langlois et Ch. Richet, Troubles trophiques bilatéraux après lésions de l'écorce cérébrale. C. R. soc. d. biol. 1890, p. 315.

**†) C. Speck, Untersuchungen über die Beziehungen der geistigen Thätigkeit zum Stoffwechsel. Arch. f. experim. Path. XV. S. 81.

molecularen Vorgänge im Gehirne, die ihr zu Grunde liegen, sind also entweder keine Oxydationsprocesse, oder sie sind so gering, dass sie unseren Versuchsmethoden nicht zugänglich sind«. Girard*) theilt mit, dass nach Bestimmungen von Brun durch Stich in die »Wärmecentren« Temperatursteigerung eintritt, die mit vermehrter Stickstoffausscheidung einhergeht; bei Kaninchen stieg die tägliche Stickstoffmenge von 0,5964 auf 0,9676 *g*. Ueber den Einfluss des Schlafes auf den Stoffwechsel hat Laehr**) an sich selbst Versuche ausgeführt.

Die Versuche über die einzelnen Functionen der Grosshirnrinde sind wesentlich an Menschen ausgeführt worden, und wir müssen die Resultate dieser Untersuchungen in die Thierphysiologie übertragen, da wir bei den Thieren die gleichen Einrichtungen und Erscheinungen finden. Wir wollen dieselben hier jedoch nur ganz kurz betrachten. Die Erregungen der motorischen Centren, welche die willkürlichen Muskeln zur Contraction bringen, bleiben oft nicht auf den Nerven beschränkt, welcher zu den Muskeln führt, der die beabsichtigte Bewegung hervorruft; es werden häufig noch benachbarte Muskeln mit in Contraction versetzt und diese Erscheinung bezeichnet man, wie wir schon S. 754 gesehen haben als Mitbewegung. Durch Uebung kann die Ausdehnung dieser Mitbewegung immer mehr beschränkt werden, wie wir auch an der citirten Stelle angeführt haben. Adererseits kann man es durch Uebung dazu bringen, dass verschiedene Muskel, welche von Haus aus nicht gleichzeitig innervirt werden, dennoch gleichzeitig in Thätigkeit versetzt werden, wodurch die Ausführung gewisser Verrichtungen erleichtert wird. Solche Bewegungen bezeichnet man als associirte Bewegungen. Die Empfindungen sind die Erregungen der sensiblen Centren, welche von centripetalen Nerven aus hervorgerufen werden; es ist sehr wahrscheinlich, dass jede Faser eine ganz bestimmte Empfindung hervorruft. Wir haben schon wiederholt betont, dass nicht das Licht, der Schall u. s. w. in dem Nerven zum Gehirn vordringt, sondern, dass durch das Licht, durch den Schall gewisse Sinnesapparate in der Peripherie erregt werden, durch welche der specifische Erregungsvorgang aller Nerven in den entsprechenden Nervenfasern hervorgerufen wird; diese Erregungen laufen in den centripetalen Nerven gegen das Gehirn. Die Nervenerregung wird von dem Sinnesorgan zum Gehirn im centripetalen Nerven fortgeleitet. Wodurch die specifische Verschiedenheit der einzelnen Empfindungen, wodurch also die Qualität der Empfindungen bedingt ist, wissen wir nicht. Wir wissen nicht, wodurch sich die Lichtempfindung von der Gehörsempfindung, von der Tastempfindung u. s. w. unterscheidet. Die Empfindungen werden zunächst nach ihren Qualitäten unterschieden; es giebt so viele Qualitäten als Sinne, wobei zu bemerken ist, dass wir unter die ge-

---

*) H. Girard. Arch. d. physiol. (4) I. p. 312, p. 463.

**) H. Laehr, Versuche über den Einfluss des Schlafes auf den Stoffwechsel. Allgemeine Zeitschrift f. Psych. XLVI. S. 286.

wöhnlich angenommenen fünf Sinne nicht alle Qualitäten der Empfindungen unterbringen können; besonders bei den Tastempfindungen sind viele gewiss von einander verschiedene Empfindungen zusammengeworfen. Aber nicht nur durch die Qualität unterscheiden sich die Empfindungen, sondern wir wissen genau die Empfindungen zu unterscheiden, je nach dem Orte von wo aus sie erregt werden. Wir wissen genau, ob wir eine blaue Empfindung in der Mitte der Netzhaut oder an einer anderen Stelle derselben haben, so dass sich die Empfindungen noch durch besondere Eigenthümlichkeiten unterscheiden, die wir auf den Ort beziehen und diese bezeichnen wir als Localisationszeichen. In der Hirnrinde werden willkürlich die Erregungen von den sensiblen Bahnen auf motorische Bahnen übertragen, während wir bei den eigentlichen Reflexcentren gesehen haben, dass diese Uebertragung eine unwillkürliche ist. Wenn diese Uebertragung von dem Individuum so rasch als es ihm möglich ist, gemacht wird, so bezeichnen wir die ganze Zeit, welche von dem Momente der Erreguug des peripherischen sensiblen Apparates bis zum Beginne der Muskelzuckung verfliesst als Reactionszeit. Da wir verschiedene Arten von sensiblen und motorischen Nerven haben, so werden natürlich die Reactionszeiten sehr verschieden sein; als Beispiel wollen wir anführen die Reactionszeit, die verfliesst zwischen der Erregung der Empfindung auf der einen Hand und der willkürlichen Beantwortung dieser Empfindung mit einer Fingerbewegung der anderen Hand; man spricht in diesem Falle von einer Reactionszeit von Hand zu Hand. In einer solchen Reactionszeit läuft eine ganze Reihe von physiologischen Akten ab. Es setzt sich diese Zeit zusammen: 1. aus der Zeit, welche der Reiz braucht, um im Sinnesorgane die Nervenerregung zu erzeugen, 2. aus der Leitungszeit im centripetalen Nerven, 3. aus der centripetalen Leitungszeit im Rückenmark, 4. aus der Umsetzungszeit der Empfindungserregung in die motorische Erregung, 5. aus der centrifugalen Leitungszeit im Rückenmark, 6. aus der Leitungszeit im centrifugalen Nerven und 7. aus der Auslösungszeit der Muskelbewegung. Die Reactionszeiten schwanken also ausserordentlich und die Zeitangaben für dieselben bewegen sich sich zwischen 0,10—0,19". Nun ist diese Reactionszeit ausserdem noch verschiedenen Einflüssen ausgesetzt. Unter anderem ist der Einfluss der Individualität hervorzuheben, wodurch die sogenannte persönliche Gleichung bedingt wird. Wenn der Gegenstand, welcher unser Gefühl erregt, genau erkannt werden soll, damit man sich eine Vorstellung machen kann, wird die Reactionszeit natürlich vergrössert, da für diese Art des Erkennens auch eine gewisse Zeit in Anspruch genommen wird, die ebenfalls gemessen worden ist. Ferner wird die Zeit noch mehr verlängert, wenn auf die Erkennung des bestimmten Objectes mit einer bestimmten Reaction geantwortet werden soll, wenn also die Bewegungsart nach dem Object ausgewählt werden muss. Die Aufmerksamkeit bewirkt, dass unter den zahllosen Sinneseindrücken, welche in einem gegebenen Zeitmomente auf das Gehirn einwirken, nur

wenige oder gar keine zum Bewusstsein kommen; das eigentliche Wesen der Aufmerksamkeit ist uns unbekannt. Wir wollen noch anführen, dass eigenthümliche Erregungsvorgänge im Gehirne auftreten, die man als Gemüthsbewegungen bezeichnet. Es ist bekannt, dass durch diese besonders die Kreislaufsorgane, das Herz und die Gefässe, erregt und Herzklopfen, Erröthen der Wangen u. s. w. hervorgerufen werden. Die Empfindungen lassen mehr weniger lang andauernde Veränderungen in der Rinde zurück, durch welche es möglich gemacht wird, dass man von einzelnen Empfindungen oder Empfindungscomplexen weiss, ob sie schon einmal in der Hirnrinde aufgetreten sind oder nicht. Die Summe der hinterlassenen Veränderungen bezeichnet man als Gedächtniss; das Wesen desselben ist räthselhaft. Im Schlafe functionirt weder das »Bewusstsein« noch der »Wille«; es kommen die Sinneseindrücke nicht zum Bewusstsein, die willkürlichen Muskel sind erschlafft der Tod und der Schlaf lösen die Glieder. Durch Abhalten der Sinnesreize wird der Vorstellungskreis immer kleiner und kleiner, bis endlich der Schlaf eintritt. Experimentell konnte dieses Strümpell*) in einem merkwürdigen Falle ausführen. Bei einem Schusterjungen war eine hochgradige Anästhesie eingetreten, es lieferten ihm nur mehr das rechte Auge und das linke Ohr Sinneseindrücke. Wurde ihm das rechte Auge verbunden und das linke Ohr verstopft so war der Kranke von der Aussenwelt vollständig abgesperrt. Zuerst verwunderte sich der Kranke und versuchte sich durch Schläge mit den Händen Gehörseindrücke zu verschaffen; nach 2 bis 3 Minuten liessen die Bewegungen nach, Puls und Respiration wurden ruhig, und wenn die Binde jetzt von den Augen entfernt wurde, so zeigten sich dieselben geschlossen, und der Kranke befand sich in tiefstem Schlaf. Durch die Ermüdung wird die Leistungsfähigkeit des Centralorganes herabgesetzt, und gelingt es natürlich leichter die Erregung durch Sinnesreize hintanzuhalten. Vollständig fehlt jedoch häufig die Erregung in der Rinde nicht, nur ist sie oft zu schwach, um vollständig klar ins Bewusstsein zu treten; diese Erregungen sind die Träume. Das Grosshirn ist für den Schlaf nicht nothwendig, wie wir (S. 776) gesehen haben; im Schlafe scheinen die Centren im Allgemeinen weniger erregbar zu sein, auch die Reflexcentren sind weniger erregbar (siehe S. 761). Die Einwirkung des Schlafes auf den Stoffwechsel haben wir (S. 798) angeführt. Ueber das Wesen des Schlafes ist uns nichts Positives bekannt; dagegen sind seit den ältesten Zeiten die verschiedensten Theorien aufgestellt worden, die wir hier nicht besprechen wollen.

Hypnotismus. Die erste Publication über diese eigenthümliche Erscheinung rührt von Daniel Schwentner**) her. Er beschreibt den

*) Strümpell, Beobachtungen über ausgebreitete Anästhesien und deren Folgen für die willkürliche Bewegung und das Bewusstsein. Deutsch. Arch f. klin. Med. XXII.

**) D. Schwentner, Diliciae physicomathematicae Nürnberg 1636. Vergl. Preyer, Sammlung physiol. Abhandl. 2. Reihe: Die Kataplexie und der thierische Hypnotismus. 1878.

Versuch, welcher als Kircher'sches Experimentum mirabile bekannt ist. Derselbe ist folgender: Ein Huhn wird an den Füssen gefesselt, es wird so lange auf dem Boden festgehalten, bis es sich beruhigt hat; hierauf wird vor dem Schnabel ein Kreidestrich gemacht, die Fesseln von den Füssen weggenommen und das Thier bleibt ruhig liegen. Von den neueren Physiologen hat zuerst Czermak*) diese Erscheinung wieder untersucht. Er zeigte, dass es vollständig genügt, das Thier ohne Fesselung und Kreidestrich so lange mit gerade ausgestrecktem Kopfe fest zu halten, bis es die Bewegungen einstellt. Die Thiere verharren in Stellungen, bei welchen einzelne Muskelmassen stark contrahirt sind; es ist z. B. das eine Bein an den Leib angezogen, das andere ist gestreckt. Wenn es um seine Längsachse gedreht wird, so behält der Kopf im Raume seine Lage, also führt es compensirende Drehungen aus. Auf ein Geräusch macht es oft Bewegungen, und die durch dasselbe herbeigeführten Lagen behält das Thier längere Zeit hindurch. Durch einen Sinnesreiz oder von selbst erwacht dann das Thier wieder aus diesem Zustande. Czermak nennt diesen Zustand hypnotischen Zustand. Er fand, dass, wenn er Gegenstände dicht vor die Augen der Hühner brachte, z. B. wenn er einen Kork auf den Schnabel klebte, oder ein Papierstückchen auf den Schnabel setzte oder über den Kamm einen Papierreiter brachte, dessen Schenkel vor die Augen kamen, die Thiere leichter in den hypnotischen Zustand verfielen; in diesem Sinne kann möglicher Weise der Kreidestrich beim Experimentum mirabile wirken. Man kann die verschiedensten Thiere hypnotisiren. Preyer**) hat auch Säugethiere hypnotisirt, bei Hunden gelang es jedoch nicht; er sieht den Zustand als Folgezustand der Angst an und schlägt an Stelle des Ausdruckes Hypnotismus den Namen Kataplexie vor. Heubel giebt an, dass Frösche bis zu 6 Stunden in hypnotischem Zustand erhalten werden können, es müssen jedoch äussere Reize fern gehalten werden. Auch wenn das Grosshirn entfernt worden ist, treten die hypnotischen Zustände ein. Weniger leicht treten dieselben ein nach Entfernung der Lobi optici und der Vierhügel; er hält den Hypnotismus für wahren Schlaf. Preyer***) tritt dieser Auslegung entgegen, da der hypnotische Zustand trotz aller Geräusche, Beleuchtung, sogar reizender Dämpfe in voller Aufregung des Thieres eintritt. Er sieht ihn als Folge der Reizung gewisser Hemmungsapparate an†). Sehr ausgedehnte Versuche sind über Hypnotismus oder thierischen Magnetismus an Menschen von Heiden-

*) Czermak, Sitzber. d. Wien. Acad. LXVI. 3. Abth. u. Pflüger's Arch. VII. 1873.

**) Preyer, Cbl. f. d. med. Wiss. 15. März 1873.

***) W. Preyer, Die Kataplexie u. d. thierische Hypnotismus. Sammlung physiol. Abh. II. 1. Jena, 1878.

†) Siehe auch A. F. Weinhold, Hypnotische Versuche. Experimentelle Beiträge zur Kenntniss des sogenannten thierischen Magnetismus. 3. Aufl. Chemnitz. 1880.

hain*) angestellt worden. Dieser Zustand kann von Jedermann hervorgerufen werden, jedoch nicht an jedem Individuum. Es hängt die Möglichkeit der Hervorrufung nicht von einer Eigenschaft des Experimentators ab. Durch Wiederholung wird die Hervorrufung unterstützt. Hervorgerufen wird derselbe durch schwach anhaltende Sinnesreize, z. B. durch Fixiren eines Glasknopfes, durch Horchen auf das Ticken einer Uhr, durch leise Hautreize, durch Bestreichen. Die Erscheinungen sind gesteigerte Reflexerregbarkeit der Muskel, Verlust des Bewusstseins; dabei finden sehr complicirte Reactionen auf Sinnesreize statt, mit nachträglicher Erinnerung, wenn etwas nachgeholfen wird. Heidenhain hält es für möglich, dass es sich um Hemmungen der Rindenfunctionen durch die hervorrufenden Reize handle. Plötzliche leichte Einwirkungen, z B. Anblasen, wirken erweckend**). Danilewsky***) nimmt an, dass die Erscheinungen der Hypnose nicht die Wirkung der Angst und auch nicht die des Einschlafens sind; die Reflexerregbarkeit findet er vermindert und die willkürlichen Functionen sind deprimirt. Ausführlich bearbeitet findet sich die Lehre des Hypnotismus in dem Werke Moll's†).

Die übrigen Gehirntheile.

Die ausserhalb der Hirnrinde befindlichen Anhäufungen der grauen Substanz im Gehirn werden auch subcorticale, infracorticale Centren (Ziehen) genannt. Ueber die Functionen des Linsenkernes sind nur von wenigen Untersuchern Forschungen angestellt worden. Zuerst beobachtete Nothnagel††) bei mechanischen Verletzungen des Linsenkernes, an welcher Stelle immer, motorische Lähmungen, wie sie auch nach Verletzung anderer Hirntheile vorkommen. Wird die Mitte oder der vordere Theil des Linsenkernes verletzt, so treten zu den Lähmungen noch Verkrümmungen der Wirbelsäule hinzu, die Concavität ist nach der gesunden Seite gerichtet; diese Erscheinungen verschwinden allmählich wieder. Ziehen†††) beobachtete bei electrischer, mechani-

---

*) R. Heidenhain, Der sogenannte thierische Magnetismus. Physiol. Beobachtungen (Vortrag). Leipzig, 1880.

**) Siehe auch O. Berger, Hypnotische Zustände und ihre Genese. Breslauer ärztl. Zeitschrift. 1880. Nr. 10—12. und

W. Preyer, Ueber Hypnotismus. Sitzungsber. d. Jenaischen Ges. f. Med. u. Naturwiss. 1880.

***) B. Danilewsky, Ueber die Hemmung der Reflexe und Willkürbewegungen. Beiträge zur Lehre vom thierischen Hypnotismus. Pflüger's Arch. XXIV. S. 489 und 595.

†) A. Moll, Der Hypnotismus. Berlin 1889. Fischer's Verlag.

††) Nothnagel, Experimentelle Untersuchungen des Gehirnes. Arch. f. path. Anat. LVII. S. 184, 206.

†††) Th. Ziehen, Zur Physiologie der infracorticalen Ganglien und über ihre Beziehungen zum epileptischen Anfall. Arch. f. Psych. XXI.

scher Reizung, ebenso bei Durchschneidung des Linsenkernes nur gelegentlich motorische Erscheinungen, nur einmalige Contraction, nie die Reizung überdauernde, tonische Contraction, wie sie in ähnlicher Weise auch bei gleicher Reizung der nahe gelegenen grossen motorischen Bahnen beobachtet wird. Verletzungen des eigentlichen Kernes des Linsenkernes erzeugen keine secundäre Degeneration, wie Türck, Paul Berger angeben*). Der Streifenhügel wurde zuerst von Ferrier**) electrisch gereizt; er hat starke motorische Wirkungen beobachtet, welche sich bei den vorsichtig angestellten Versuchen Gliky's***) nicht zeigten. Der Letztere hat die Substanz des Streifenhügels auf Querschnitten bei Kaninchen möglichst isolirt gereizt und zwar sowohl das eigentliche Corpus striatum als auch die umgebende weisse Substanz. Bei Reizung der Streifenhügelsubstanz selbst erhielt er keine Bewegung, jedoch bei der der umgebenden weissen Substanz. Bei mechanischen und chemischen Reizungen hat Nothnagel motorische Erscheinungen beobachten können; er hat entweder mit einer Nadel in die Substanz des Streifenhügels eingestochen, oder er hat mittelst einer feinen Canüle in die Substanz desselben eine ganz geringe Menge Chromsäure injicirt, welche nicht weiter diffundirt. Er fand, dass die so behandelten Kaninchen nach kurzer Ruhe, ohne äussern Reiz hastig laufende Bewegungen ausführen und zwar so lange, bis sie erschöpft zu Boden sinken, daher nannte er diesen Theil Nodus cursorius Wenn der Chromsäuretropfen über den Laufknoten hinausgriff in die umgebende Parthie des Streifenhügels, beobachtete er diese Erscheinungen nicht, sondern nur Motilitätsstörungen; die Erscheinungen gehen nach einiger Zeit ebenfalls zurück. Carville und Duret†) ebenso wie Eckhard und Schwahn††) konnten diese Erscheinungen des Vorwärtsstürmens, wie sie Nothnagel bei Reizung des Corpus striatum erhalten hat, trotz genauer Befolgung seiner Methode nicht erhalten. Magendie†††) sah dieselben aber nach Exstirpation des Streifenhügels bei erhaltener Hirnrinde. Lafargue schreibt die rapide Vorwärtsbewegung nur gereizten blinden Thieren zu; er fand sie auch bei Thieren, bei welchen der Streifenhügel nicht verletzt worden war. Longet konnte diese Bewegungen nie deutlich beobachten, auch bei Reizung der Thiere. Schiff beobachtete sie dagegen nach der Entfernung der Grosshirnrinde, und wenn das Thier gereizt wurde; ohne Reiz verhielten sich die operirten Thiere passiv. Ferrier hat den Streifenhügel auch mechanisch gereizt und fand, dass er demselben

*) Paul Berger, Archives de Physiologie. 1874. p. 411. Türck, Sitzungsb. d. Wiener Acad. Math. naturw. Cl. XI. S. 100. 1853.

**) Ferrier, Experimental researches in cerebral physiology and path. Med. reports of the West Riding lunatic. asylum III. p. 95 und an anderen Orten.

***) W. Gliky, Ueber die Wege etc. Eckhard's Beiträge u. s. w. VII. S. 177.

†) Carville et Duret, Sur les fonctions des hémisphères cérébraux.

††) Siehe Hermann's Handbuch. II. 2. S. 132.

†††) Magendie, Journ. de physiol. III. p. 376. 1823.

motorische Leistungen zusprechen muss. Ferner beobachtete er nach Zerstörung des Streifenhügels bei Menschen und Affen dauernde Paralyse der gegenüber liegenden Seite, bei Hunden jedoch nur vorübergehende Paralyse, auch bei Kaninchen tritt Paralyse der Glieder der gegenüber liegenden Seite ein. Nach Ferrier steht der Streifenhügel zu den willkurlichen motorischen Bewegungen in ähnlicher Beziehung, wie die sogenannten motorischen Centren der Hirnrinde; bei verschiedenen Thiergattungen aber ist die Bedeutung der beiden Arten von Centren eine verschiedene. Christiani*) beobachtete bei Kaninchen, welchen die Grosshirnhemisphären und die Streifenhügel exstirpirt worden sind, dass die Thiere nach der Operation wie normale Thiere ruhig dasitzen; zuweilen bewegen sie sich spontan, sie schlafen leichter als normale Thiere. Katschanowski**) hat bei Hunden bei electrischer und mechanischer Reizung des Kopfes des Streifenhügels an beiden Augen Oeffnung der Lidspalten, Exophthalmus, Drehung der Augäpfel nach der gegenuberliegenden Seite und Pupillenerweiterung gefunden. Baginski und Lehmann***) haben die Substanz der Streifenhugel mittelst eines ausgezogenen Glasrohres und der Wasserstrahlpumpe weggesogen und erzielten bei diesen Versuchen ebenfalls motorische Störungen, sie fanden auch nach der Exstirpation des Streifenhügels Temperatursteigerung wie Aronsohn und Sachs. Durch die Durchtrennung des Gewebes zwischen Corpus striatum und Thalamus opticus wird die Wärmedispnoe nach Beobachtungen Ott's†) aufgehoben. Bei electrischer, mechanischer Reizung, bei Durchschneidung des Corpus striatum sah Ziehen††) nur gelegentlich motorische Erscheinungen eintreten, und zwar nur einmalige Contraction, nie tonische Contractionen, nur hier und da tritt Kaubewegung und Flimmern der Gesichtsmuskeln ein. Die Contraction tritt auf der der Reizseite gegenüber liegenden Seite ein. Nur wenn der Schnitt den Opticus an der Basis verletzte, tritt (nicht immer) Vorwärtsbewegung ein, ein Nodus cursorius existirt nicht. Sowie beim Linsenkern fanden Türck (l. c.), Paul Berger (l. c.) auch nach Verletzung des eigentlichen Kernes des Streifenhügels keine secundären Degenerationen.

---

*) A. Christiani, Beobachtungen über das Verhalten nicht gefesselter Kaninchen bei sprungweise vorschreitender Enthirnung. Monatsber. d. Berliner Acad. 1881. S. 223.

**) P. Katschanowski, Ueber die oculo-pupillären Centren. Med. Jahrb. d. Gesellsch. d. Aerzte in Wien, 1885, S. 445.

***) A. Baginski u. C. Lehmann, Studie über die Function des Corpus striatum. Arch. f. Anat. u. Physiol. 1886. S. 184.

Dieselben, Zur Function des Corpus striatum (Nucleus candatus). Experimentelle Studie. Arch. f. path. Anat. CVI. 258.

†) J. Ott, The thermo polypnoeic centre and thermotaxis. The journ. of nerv. and ment. disease. April. 1889.

††) Ziehen, Zur Physiologie der infracorticalen Ganglien und über ihre Beziehungen zum epileptischen Anfall. Arch. f. Psych. XXI.

Sehhügel, Thalamus opticus. Wenn bei Fröschen das Grosshirn entfernt worden ist und die Sehhügel noch dem Thiere belassen worden sind, beobachteten Desmoulins und Magendie*), dass sie bei ihrer Flucht eine hinlänglich grosse Spalte, welche in einem vor ihnen befindlichen Hinderniss angebracht waren, wählten. Aehnliche Beobachtungen haben Renzi, Goltz gemacht. Wenn Renzi die Wände der hohlen Lobi optici auf beiden Seiten bei Fröschen entfernte, so stiessen die Thiere bei ihren Bewegungen gegen die Objecte. Steiner**) sah Frösche, welche den Sehhügel noch besassen, Hindernissen ausweichen und dieselben sogar überspringen. Rolando, Panizza, Lussana geben an, dass nach Verletzung des Sehhügels das entgegengesetzte Auge blind sei. Renzi***) hat bei Vögeln, Meerschweinchen die obere Schichte der vorderen Hälfte des Sehhügels abgetragen oder denselben in anderer Weise ausgiebig verwundet und beobachtet, dass die Thiere dem vor dem entgegengesetzten Auge befindlichen Hinderniss nicht ausweichen; er führt an, dass er bei seinen Experimenten den Tractus opticus geschont habe. Ganz die gleichen Erfahrungen sind von Nothnagel und Ferrier gemacht worden. Bei Menschen liegen auch pathologische Beobachtungen über Sehstörungen, über Erblindung nach der Zerstörung der Sehhügel vor. Monakow†) hat zuerst bei Kaninchen und dann bei Katzen die der Exstirpation der sogenannten Sehsphäre folgenden Atrophien aufgesucht und er findet nach diesen Untersuchungen folgenden Zusammenhang der infracorticalen Opticuscentren: Corpus geniculatum externum, pulvinar, vordere Zweighügel; die Atrophie entwickelt sich nach 4 bis 8 Wochen. Der Tractus opticus scheint nur bei unmittelbar nach der Geburt operirten Katzen zu atrophiren. Beim Huhn beobachtete Perlia††) einen vom Tractus opticus sich abzweigenden Faserstrang, der nach rückwärts in die Nähe des Trochleariskerns und dort in einen grossen Kern übergeht, der seitlich vom Trochleariskern liegt. Dieser Strang degenerirt, wenn bei jungen Thieren der gekreuzte Bulbus exstirpirt wird. Der Zusammenhang des Sehhügels mit anderen Sinnesorganen ist zweifelhaft. Bezüglich des Tastgefühls bemerkt Nothnagel, dass er nach Zerstörung der Sehhügel dieselben Reactionen auf Hautreize gefunden hat wie zuvor. Ferrier (l. c.) giebt an, dass er die Tastempfindlichkeit nach Zerstörung des Sehhügels und der den-

---

*) Desmoulin et Magendie, Anatomie des systèmes nerveux etc. II. p. 629.

**) Steiner, Untersuchungen über die Physiologie des Froschhirns, Braunschweig 1885.

***) Renzi, Saggio di fisiologia etc. Annali univers. di medicina. Vol. 189. p. 419 ff.

†) v. Monakow, Infracorticale Opticuscentra; Arch. f. Psych. etc. XVI. S. 151 u. 317.

††) Ueber ein neues Opticuscentrum beim Huhn. Gräfe's Arch. XXXV. S. 20. Nachtrag S. 280.

selben nach aussen anliegenden Fasermassen vollständig schwinden sah; Eckhard*) bezweifelt diese Angabe. Paton**) beobachtete zuerst, dass die Frösche, denen die Grosshirnhemisphären genommen worden waren, sehr leicht quaken, wenn die Haut des Rückens zwischen den beiden vorderen Extremitaten berührt wird. Dasselbe fanden Goltz, Vulpian. Goltz giebt an, dass die Frösche ohne Grosshirn, denen auch die Thalami optici und die Zweihügel genommen worden sind, die Fähigkeit verlieren, bei Reizung der Haut reflectorisch zu quaken. Das Reflexcentrum hat also seinen Sitz im Seh- und Zweihügel. Frösche, bei welchen nur das Grosshirn entfernt worden ist, halten sich auf schiefen Ebenen mit wachsendem Neigungswinkel durch Klettern im Gleichgewicht; sie verlieren jedoch diese Fähigkeit, wie Goltz beobachtet hat, wenn die Seh- und Zweihügel entfernt worden sind. Eckhard***) theilt mit, dass, wenn er den Fröschen nur Grosshirn und Thalami optici entfernt hat, dieselben nur unvollkommene Aequilibrirungsversuche auf der schiefen Ebene ausführen, so dass er also einen Theil der Centren, deren Anwesenheit diese Aequilibrirung möglich macht, in die Thalami verlegt. Nach Abtragung des Grosshirnes und der Sehhügel springen und schwimmen, wie Steiner (l. c.) angiebt, die Frösche coordinirt, sie vermögen sich aber auf der schiefen Ebene, wie schon Eckhard angegeben hat, nicht mehr vollkommen im Gleichgewichte zu erhalten. Renzi beobachtete bei Vögeln, denen er das Grosshirn und die Thalami optici weggenommen hatte, dass sie unfähig sind, zu stehen, zu laufen, zu fliegen; ohne äussere Anregung liegen sie am Bauch. Werden sie in die Luft geworfen, so flattern sie mit den Flügeln, können aber durchaus nicht den Flug regelmassig ausführen. Bei Kaninchen fand er ebenfalls, dass sie nicht stehen und laufen konnten.

Nothnagel†) zerstörte bei Kaninchen die Sehhugel ohne vorher das Grosshirn abzutragen; er fand, dass bei diesen Thieren gar nichts Abnormes bemerkt werden konnte; sie führten alle Bewegungen wie im normalen Zustande aus, auch zeigten sie keine abnorme Haltung der Extremitäten. Er beobachtete nur, dass sie die nach vorwärts gezogenen Vorderbeine nicht wie gesunde Thiere zurückgezogen, sondern liegen liessen. Auch nach Zerstörung eines Sehhügel sah er keine wahrnehmbaren Motilitätsstörungen Kaninchen, welchen die Grosshirnhemisphären, die Streifenhügel und die Sehhügel exstirpirt waren, oder solche, bei welchen die Sehhügel auch nur von einander getrennt worden sind, haben alle Coordinationen der Bewegungen verloren††). Bechte-

*) Hermann's Handbuch II. 2. S. 125.

**) Paton, On the perceptive power of the spinal chord. etc. Edinburgh. med. and surg. journ. LXV. p. 251. 1. April, 1846.

***) Hermann's Handbuch II. 2. S. 118.

†) A. Nothnagel, Virchow's Arch. LXII. p. 203.

††) A. Christiani, Beobachtungen über das Verhalten nicht gefesselter Kaninchen bei sprungweise vorschreitender Enthirnung. Monatsber. d. Berlin. Akad. 1881. S. 223.

rew*) giebt an, dass bei Vögel und Säugethieren, denen das Grosshirn bis auf die Sehhügel entfernt ist, auf Hautreize reflectorische Bewegungen der Gesichtsmuskeln und Stimmgebung hervorgerufen werden können; er verlegt die Centren für beide Reflexvorgänge in die Sehhügel (s. die Angabe Labordé's S. 760). Ziehen beobachtete bei Kaninchen nach electrischer und mechanischer Reizung des Sehhügels einfache oder tonische Contractionen in der gekreuzten und gleichseitigen Körpermuskulatur, welche die Reizung nicht überdauern. Bei Verletzung gewisser Theile des Sehhugels der Frösche treten Zwangsbewegungen ein. Wenn nur der vordere Theil verletzt wird, so erhält man nur Biegung des Thieres nach der verletzten Seite, also eine Zwangsstellung, welche nach einiger Zeit wieder schwindet, wie Eckhard**) angiebt. Wenn die rückwärtige Gegend einseitig verletzt wird, dann treten Zwangsbewegungen ein; jedoch kann es auch hier nur bei Zwangsstellungen bleiben. Diese Zwangsbewegungen sind entweder Reitbahnbewegungen (Manègebewegungen) oder sogenannte Halbmesserdrehungen, deren Drehpunkt in der Nähe der afficirten Hinterextremität liegt. Diese Bewegungen schwinden nach einiger Zeit und werden durch Reizung des Thieres auf's neue wieder hervorgerufen. Werden beiderseits symmetrisch die Sehhügel verletzt, so kommen bisweilen, jedoch selten, Zwangsbewegungen nach vorne vor. Solche Beobachtungen sind auch von Renzi gemacht worden. Nach Steiner***) findet man bei Fröschen, denen ein Sehhügel abgetragen ist, Zeigerbewegungen nach der gesunden Seite, die nach einigen Stunden verschwinden. Bei Säugethieren hat Longet, Schiff, Nothnagel, Renzi Zwangsbewegungen nach Verletzungen der Sehhügel beobachtet. Diese Zwangsbewegungen treten auch ein nach Entfernung der Grosshirnrinde, wie Flourens, Eckhard und Bechterew†) bei Hunden beobachtet haben. Durchschneidungen des Hirnstammes im Gebiete der Sehflügel, besonders in den hinteren Theilen derselben und im Gebiete der vorderen Vierhügel, lösen, wie Ziehen (l. c.) beobachtet hat, regelmässige, stürmische Laufbewegungen mit Locomotion und Schreien aus, an diese schliessen sich secundäre, tetanische Krampf- und Schlagbewegungen an. Am häufigsten sind die Locomotionserscheinungen, wenn die Regionen nnter dem vorderen Vierhügel und das Corpus geniculatum internum betroffen sind. Christiani††) konnte durch

*) Bechterew, Die Bedeutung der Sehhügel auf Grund von experimentellen und pathologischen Daten. Arch. f. path. Anat. CX. S. 102 und 322.

**) Siehe Hermann's Handbuch. II, 2 S. 119, 120.

***) J. Steiner, Die Lehre von den Zwangsbewegungen des Frosches. Sitzber. d. Berlin. Akad. 1885. S. 501.

†) W. M. Bechterew, Experimentelle Untersuchungen über die Zwangsbewegungen bei Thieren. Klin. Wochenschr. red. v. Botkin u. Sokolow. 1. Jahrgang. 1881, Nr. 34 (Russisch). Jahresber. v. Hoffmann u. Schwalbe. 1881, S. 34.

††) Christiani, Erregung der Medulla oblongata vom Nervus opticus aus Arch. f. Anat. u. Physiol. 1880. S. 280.

Reizung einer Stelle am Thalamus opticus nahe den Vierhügeln (auch durch Reizung des Opticus selbst) vertiefte oder beschleunigte Inspiration und inspiratorischen Athmungsstillstand erhalten. Nach Beobachtungen von Pal und Berggrün*) hat die Reizung des peripheren Vagusstumpfes bei Hunden auf die Peristaltik des Jejunums und des Ileums unbeständigen Einfluss; nach Durchschneidung des Halsmarkes oder des Hirnes im Bereiche des Pulvinars oder des vorderen Drittels des Sehhugels bewirkt die Reizung des peripheren Vagusstumpfes konstant das Auftreten peristaltischer Bewegungen in den erwähnten Darmabtheilungen, woraus der Schluss gezogen wird, dass durch die Schnitte von dem Gehirn kommende Hemmungsnerven durchtrennt worden sind.

Die graue Substanz in den Wänden des dritten Ventrikels hat in Bezug auf ihre physiologischen Leistungen Bechterew**) untersucht. Er ist bei Hunden vom Rachen aus in den dritten Gehirnventrikel gedrungen und konnte die Wände desselben verletzen; die Folgen dieser Verletzungen waren die mannigfaltigsten Gleichgewichtsstörungen. Wenn Christiani den Boden des dritten Ventrikels reizte, so erhielt er vertiefte oder beschleunigte Inspiration oder inspiratorischen Athmungsstillstand. Nach der Verletzung der hinteren Commissur in der Mittellinie oder seitlich von ihr fand Darkschewitsch***) bei Kaninchen Erweiterung und aufgehobene oder verminderte Lichtreaction beider Pupillen, sowohl bei doppelseitiger als einseitiger Lichtwirkung (ebenso wirkt die Medianverletzung des vorderen Vierhügels). Wenn die Durchtrennung des Balkens ohne Verletzung der Hemisphären gelingt, so ist nach der Angabe Korányis†) keine merkliche Störung zu beobachten. Bei Affen reizten Mott und Schaefer††) den Balken durch so schwache Ströme, dass die erhaltenen Bewegungen nicht durch Stromschleifen hervorgerufen wurden, welche in die motorische Rindenregion einbrechen, da bei geringer Entfernung der Electroden vom Balken und stärkerer Annäherung derselben an die motorische Region die Erfolge ausblieben. Reizung des Balkens am Balkenknie rief Kopfdrehung und Augenbewegung hervor, etwas weiter rückwärts Bewegung der Arme im Schultergelenk und der oberen Rumpfhälfte u. s. w. Die Gesichtsmuskeln konnten vom Balken aus nie zur Contraction gebracht werden; die Reizung des Rostrums und Spleniums hatte keinen Erfolg.

---

*) J. Pal u. J. E. Berggrün, Ueber Centren der Dünndarminnervation. Wien. med. Jahrb. 1888. S. 434.

**) W. Bechterew, Zur Physiologie des Gleichgewichtes u. s. w. Pflüger's Arch. XXXI. S. 479.

***) L. Darkschewitsch, Ueber die Bedeutung der hinteren Commissur des Gehirns. Pflüger's Arch. XXXVI. S. 639 u XXXVIII. S. 120.

†) A. v. Korányi, Ueber die Folgen der Durchschneidung des Hirnbalkens. Pflüger's Arch. XLVII.

††) F. W. Mott and E. A. Schaefer, On movements resulting from faradic excitation of the corpus callosum in monkeys. Brain. XIII. p. 174.

Durch Reizung der Schnittfläche des Balkens nach Exstirpation eine Hemisphäre können ganz isolirte Bewegungen hervorgerufen werden, z. B. die Oppositionsbewegung der grossen Zehe u. s. w.

Zweihügel, Vierhugel. Nach isolirter Zerstörung der Zweihügel bei Fröschen und Vögeln konnte Bechterew*) keine anderen Erscheinungen als Sehstörungen beobachten, welche nach langer Zeit zuweilen zurückgehen. Bei einseitiger Exstirpation treten dieselben bei Fröschen und Vögeln am gegenuberliegenden Auge auf. Alle übrigen Erscheinungen, Pupillen- und Stellungsänderungen der Augen sollen von Mitverletzung tieferer Hirnbestandtheile herruhren. Wenn bei Fröschen das Mittelhirn abgetragen wird, so erhält man nach Steiner's (l. c.) Angaben verschiedene Wirkungen, je nachdem man die Decke oder die Basis desselben abgetragen hat. Wird die Decke abgetragen, so wird das Thier blind, bei vollkommener Erhaltung der Beweglichkeit und des Gleichgewichtes; man muss also dahin das Sehcentrum verlegen. Nach den Beobachtungen von Flourens, welcher bei Vogeln und Säugethieren einseitig das Corpus bigeminum abgetragen hat, und jenen von Renzi, welcher dasselbe einseitig in verschiedenem Grade bei Vögeln und Säugethieren verwundet hat, tritt bei dieser Operation vollkommene oder vorübergehende Blindheit, je nachdem totale Exstirpation oder partielle Verletzung stattgefunden hat (s. über den Zusammenhang der infracorticalen Centren die Angabe Monakow's S. 805). Nach Darkschewitsch (s. S. 808) bewirkt die mediane Verletzung der vorderen Hälfte des vorderen Vierhügels Erweiterung der Pupille und aufgehobene oder verminderte Lichtreaction derselben. Flourens schon hat die Zweihügel bei Vögeln und die Vierhügel bei Säugethieren als Stelle der Uebertragung der reflectorischen Pupillarbewegung von dem Opticus auf den Oculomotorius nachgewiesen. Nach Budge liegt diese Stelle innerhalb der Vierhügel an der inneren Hälfte des vorderen Vierhügels. Der Zusammenhang der vorderen Vierhügel mit den Gehörapparaten ist bis jetzt nicht durch experimentelle Beobachtungen festgestellt, sondern nur durch Verfolgung der Atrophien, welche nach Zerstörung der Schnecke bei neugeborenen Thieren, besonders bei Katzen, eingetreten sind. Solche sind beobachtet von Monakow, von Flechsig**), ferner von Baginsky***), welcher der Behauptung Forel's, dass die Acusticuswurzel nicht mit dem Corpus trapezoïdes, der oberen Olive und dem hinteren Vierhügel zusammenhänge, neuerdings entgegentritt. Er beobachtete an dem Gehirne einer Katze, welcher gleich nach der Geburt die Schnecke zerstört worden war, dass die hintere Acusticuswurzel, mit den eingelagerten Ganglien-

*) W. Bechterew, Ueber die Function der Vierhügel. Pflüger's Arch. XXXIII. S. 413.

**) P. Flechsig, Weitere Mittheilungen über die Beziehungen des unteren Vierhügels zum Hörnerven. Neur. Cbl. IX. S. 98.

***) B. Baginsky, Ueber den Ursprung und den centralen Verlauf des Nervus acusticus des Kaninchens und der Katze. Virchow's Arch. (11). IX. S. 81.

zellen, die 2. und 3. Schichte des Tuberculum laterale, der vordere Acusticuskern, das Corpus trapezoïdes, die Striae medullares und die Oliva superior atrophisch waren. Die Atrophie liess sich nach der Kreuzung im Corpus trapezoïdes in die untere Schleife bis in das hintere Vierhügelpaar verfolgen und in die ventrale Markschichte des hinteren Vierhugelganglions; so dass also der Zusammenhang des Vierhugels mit dem Gehornerven anatomisch wenigstens nachgewiesen ist; am Corpus geniculatum internum ist von Baginsky keine Veränderung gefunden worden. Nach den Beobachtungen von Cayrade*) und Goltz wurde festgestellt, dass, wenn bei Fröschen das Gehirn hinter den Zweihugeln quer durchschnitten wird, die Thiere die Coordination der Bewegungen eingebüsst haben. Auch mechanische Verletzungen der äusseren Partien der Zweihügel bedingen Schwäche und Langsamkeit der Bewegungen Wenn die Verletzungen tiefer eindringen, so treten Zwangsbewegungen und Zwangsstellungen auf.**) Wenn die Basis des Mittelhirnes bei Fröschen abgetragen ist, so beobachtet man, wie Steiner angiebt, auf jeden Reiz Reitbahnbewegungen nach der gesunden Seite und darauf folgende Zwangstellung. Dieser Zustand dauert Monate lang an.

Die Verletzung der Vierhügel ist von zahlreichen Forschern bei Vogeln und Säugethieren vorgenommen worden, so von Rolando, von Flourens, von Renzi, von Kendrick***) und von Ferrier. Sie berichten alle von Zwangsbewegungen, Zwangsstellungen und Störungen des Gleichgewichtes und der Locomotion. Christiani giebt an, dass bei Kaninchen ein Schnitt hinter den Vierhügeln haufig Tetanus und enorm erhohte Reflexerregbarkeit am ganzen Körper hervorruft. Bechterew behauptet, dass bei isolirter Verletzung der vorderen Vierhugel auch bei Saugethieren nur Sehstörungen auftreten, und zwar bei Hunden beiderseitige Hemiopie, Bewegungsstörungen sollen nicht auftreten. Ziehen fand bei electrischer und mechanischer Oberflächenreizung der vorderen Vierhügel beschleunigte Respirationsbewegung, Stimmgebung, Nistagmus, endlich gleichfalls sturmische Vorwärtsbewegung. Die Laufbewegung überdauert die Reizung etwas und überwiegt bald in der gekreuzten, bald in der gleichseitigen Musculatur; durch jede Reizung der hinteren Vierhügel, besonders aber durch die mechanische wird ein tetanischer Krampf mit nachfolgenden Schlagbewegungen ohne Vorwärtsbewegung hervorgerufen, die Reize wirken besonders auf die gleichseitige Musculatur, der tetanische Krampf überdauert den Reiz minutenlang. Ziehen nimmt an, dass diese motorischen Erscheinungen reflectorischer Natur sind, da dieselben sehr

*) Cayrade, Les localisations des mouvements réflexes Journ. d. l'anat. et d. l. physiol. 1868. p. 346.

**) Siehe Eckhard in Hermann's Handbuch. II, 2. S. 121 u. 122.

***) Mc. Kendrick, Experiments on the brain of Pigeons. Trans. Roy. Soc. Edinb. 1873.

analog den Beobachtungen Binswanger's (siehe S. 815) sind. Im hinteren Vierhügelabschnitt befindet sich nach Martin Bocker*) ein Inspirationscentrum. Nach Katschanowski bewirkt auch die Reizung des hinteren Vierhügels auf beiden Augen Pupillenerweiterung. Rosselino**) hat in einem Falle in der Rolands'schen Substanz des linken Hinterhornes des ganzen Hals- und Brustmarkes ein Gliom und in der Medulla oblongata, im Pons die rechtsseitige Schleife degenerirt gefunden. Rosselino glaubt daher, dass die sogenannte mediale Schleife hauptsächlich sensible Fasern der entgegengesetzten Körperhälfte enthält. Ein Concrement in der rechten substantia nigra Sömmeringi hat nach einer Beobachtung Werdnig's***) im Leben keine auffallenden Symptome bedingt.

Kleinhirn. Es ist zweifelhaft, ob das Kleinhirn zu Sinnesfunctionen in Beziehung steht. Carpenter sprach zuerst die Vermuthung aus, dass das Kleinhirn der Sitz des Muskelsinnes sei. Lussana und Morganti suchten diese Erscheinungen weiter zu stützen und Lussana†) hält diese Ansicht bis in die neueste Zeit fest. Zahlreich sind die Angaben über die Betheiligung des Kleinhirnes beim Zustandekommen der Bewegungen. Goltz††) macht die Angabe, dass bei Fröschen, denen alle vor dem Kleinhirn liegenden Hirntheile entfernt worden sind, die Bewegungen nach Fortnahme des Kleinhirnes vollständig gestört sind, dass sie unfähig sind zu hüpfen und zu kriechen. Eckhard†††) hat dieselben Versuche ausgeführt und sehr darauf geachtet, dass bei der Wegnahme des Kleinhirnes die Verbindungsstelle desselben mit dem verlängerten Marke und der nächsten Nachbarschaft nicht gedrückt wurde. Er hat keinen merklichen Einfluss der Entfernung des Kleinhirnes auf die noch bestehenden Bewegungen gesehen. Auch Desmoulins*†) sah nach der Entfernung des Kleinhirnes beim Frosche bei erhaltenen übrigen Gehirntheilen, dass die Frösche durchaus nicht unfähig waren, zu schwimmen. Auch Steiner**†) beobachtete, dass die

*) J. Ott, The thermo polypnoeic centre and thermotaxis. The journ. of nerv. and ment. disease April 1889.

**) G. Rosselino, Zur Physiologie der Schleife, Arch. f. Psych. XXI. S. 897 (ein Fall von Gliomatose eines Hinterhornes des Rückenmarkes).

***) G. Werdnig, Concrement in der rechten substantia nigra Sömmeringii. Wiener med. Jahrbüch. 1888. S. 447.

†) F. Lussana, Physio-pathologie du cervelet. Arch ital. d. biol. VII. S. 147 (siehe die ausführliche Literatur bei Eckhard in Hermann's Handbuch. II, 2. S. 102 ff.).

††) Goltz, Beiträge zur Lehre von den Functionen d. Nervencentren d. Frosches. S. 76. Berlin 1869.

†††) Eckhard in Hermann's Handbuch. II, 2. S. 105.

*†) Desmoulins, Anatomie des systèmes nerveux. II. p. 581. 1825.

**†) J. Steiner, Die Lehre von den Zwangsbewegungen des Frosches. Sitzber. d. Berl. Acad. 1885. S. 501.

Derselbe, Untersuchungen über die Physiologie des Froschhirns. Braunschweig, Vieweg, 1885.

Abtragung einer Kleinhirnhemisphäre beim Frosche kaum wahrnehmbare Störungen hinterlässt, die vollständig vernachlässigt werden konnten, so dass er sogar die Vermuthung ausspricht, dass das Kleinhirn des Frosches keine Functionen besitze. Nach diesen Beobachtungen müssen wir also für den Frosch als festgestellt betrachten, dass keine sehr bemerkenswerthen Bewegungsstörungen durch die Exstirpation des Kleinhirnes bedingt werden. An dem Kleinhirn der Saugethiere ist eine grosse Zahl von Untersuchungen mit den verschiedensten Eingriffen vorgenommen worden. Bei solchen wurden von einem Theile der Untersucher pendelnde Bewegungen der Augen (Nystagmus), ferner der Eintritt von Schielen (Strabismus) in den verschiedensten Richtungen angegeben. Bezüglich dieser Beobachtungen bemerkt Eckhard*), dass solche Augenbewegungen und Augenstellungen auch bei Verletzungen des verlängerten Markes auftreten**), und in der That hat in seinem Laboratorium Curschmann und Schwahn***) bei Verletzungen der Hemisphärentheile des Kleinhirnes und des Stieles desselben, welche in der Art ausgeführt worden sind, dass das verlängerte Mark und die Brücke auf keine Weise, weder durch Druck, noch durch Zug Schaden litten, niemals Strabismus gefunden. Man hat ferner angegeben, dass nach Verletzungen des Kleinhirnes verschiedene Zwangsbewegungen auftreten. Auch bezüglich dieser Erscheinung giebt Eckhard nach seinen Versuchen mit Curschmann†) an, dass die Verletzungen des Kleinhirnes keine solchen geben, wenn man sich von den Verbindungen desselben mit dem verlängerten Marke u. s. w. fernhält. Er hält es für sehr wahrscheinlich, dass Verletzungen der Hemisphären des Kleinhirnes keine Drehungen hervorrufen. Nach den Versuchen, welche Flourens††) bei Vögeln und Säugethieren am Kleinhirn ausgeführt hat, indem er dasselbe durch Stiche und Schnitte verschiedenartig verletzte, schliesst er, dass die von ihm beobachteten Bewegungsstörungen nicht die Folge von Lähmungen, sondern des Mangels der Coordination der Bewegungen seien. Wenn man Kaninchen das Kleinhirn partiell exstirpirt, so gehen nach den Beobachtungen Baginsky's†††) die meisten Thiere wenige Tage nach der Operation unter Bewegungsunfähigkeit und Zwangsbewegungen zu Grunde. Von 40 Thieren hat er nur 4 am Leben erhalten können; bei diesen Thieren waren nur kleine oberflächliche Theile des Wurmes entfernt worden. Später

*) Hermann's Handbuch. II, 2. S. 112.

**) Schwahn, Ueber das Schielen bei Verletzungen in der Umgegend des kleinen Gehirnes. Eckhard's Beiträge. VIII. S. 149.

***) Curschmann, Beiträge zur Physiologie des Kleinhirnschenkels. Giessen. 1868.

†) Curschmann, Klinisches und Experimentelles zur Pathologie der Kleinhirnschenkel. Deutsch. Arch. f. klin. Med. XII. S. 356.

††) Hermann's Handbuch. II, 2. S. 107.

†††) B. Baginsky, Ueber Untersuchungen des Kleinhirns. Arch. f. Anat. u. Physiol. 1881. S. 560.

nahmen mit zunehmender Zerstörung des Wurmes die Bewegungsstörungen ebenfalls zu, bis die Thiere zu Grunde gingen; bei der Section fand er nur den Wurm verändert. Auch bei Hunden hat er ähnliche Wirkungen solcher Verletzungen beobachtet und er konnte nie den Ersatz der Functionen der exstirpirten Kleinhirntheile durch andere Kleinhirntheile beobachten. Luciani*) hat eine junge Hündin, welcher das Kleinhirn vollständig entfernt worden war, längere Zeit am Leben erhalten (vom 3. Mai 1882 bis 3 Januar 1883); die Wundheilung hatte mit Eiterung stattgefunden. Die willkürlichen Bewegungen des Thieres waren von grosser Unbeholfenheit und Schwäche, so dass er die Erscheinungen auf Muskelschwäche allein zurückführen zu können glaubt. Borgherini**) hat ebenfalls Hunde, denen das Kleinhirn grosstentheils exstirpirt worden war, mehrere Monate hindurch am Leben gelassen. Nach seinen an Hunden, Meerschweinchen und Ratten ausgeführten Exstirpationen des Kleinhirnes schliesst er, dass sie gefolgt sind von Ataxie, aber nicht von Kräfteverlust. Durch Beobachtungen an Menschen mit pathologischen Processen im Kleinhirn sind ähnliche Erscheinungen, wie wir sie eben beschrieben haben, gefunden worden. Von einem Falle, in welchem das ganze Kleinhirn durch eine gelatinöse Membran, welche durch zwei gelatinöse Stiele mit dem verlängerten Marke zusammenhing, ersetzt war, berichtet Combette***). Das Individuum besass beschränkte Intelligenz, konnte willkürliche Bewegungen ausführen, verfiel zuweilen in epileptische Krämpfe; es functionirten bei demselben alle Sinnesorgane. In späterer Zeit konnte es nicht mehr gehen, bediente sich aber noch der Hand. Longet schliesst aus diesem Falle, dass man an allen bisher dem Kleinhirn zugeschriebenen Functionen zweifeln müsse; Eckhard†) bemerkt hingegen, dass man aus diesem Falle dies mit Bestimmtheit nicht schliessen könne, da angenommen werden kann, dass es sich nicht ursprünglich um einem Defect in solcher Ausdehnung, wie er bei der Section gefunden worden ist, handelte, sondern um eine früh eingetretene und allmählich vorschreitende Degeneration, die schliesslich mit der Zerstörung des ganzen Kleinhirnes endete. Man könnte daher ganz gut begreifen, dass das Individuum als Kind noch hat gehen lernen können, obwohl sein Gang immer etwas unsicher war, schliesslich aber diese Fähigkeit vollständig einbüsste. Bouillaud††) beobachtete einen ähnlichen Fall, in welchem

*) L. Luciani, Linee generali della fisiologia de cerveletto. 1. Memoria Public. del R. Istit. d. stud. sup. in Firenze. Firenze 1881.

**) A. Borgherini, Sur quelques essais d'ablation du cervelet. Arch. ital. d. biolog. IX. p. 17.

Derselbe. Étude sur la physio-pathologie du cervelet. Arch. ital. d. biolog. XI. p. 48.

***) Hermann's Handbuch. II, 2. S. 110.

†) Hermann's Handbuch. II, 2. S. 110 u. 111.

††) Siehe Ferrier, Die Functionen des Gehirnes. Uebersetzt von Obersteiner. Braunschweig 1879. S. 99.

bei einem Erwachsenen das gesammte Kleinhirn in eine braune purulente Masse verwandelt war; der Gang des Individuums war ein wankender und unsicherer. In einer Publication weiterer Fälle sucht Bouillaud*) durch eine Anzahl von Fällen die Bedeutung des Kleinhirnes für die Statik und Locomotion zu beweisen. Verschiedene abnormale Augenstellungen wurden bei Verletzung der Kleinhirnschenkel von Vulpian und Philipeaux**) beobachtet, ebenso beobachtet Bechterow***) bei Durchschneidung der Kleinhirnschenkel verschiedene Zwangsbewegungen der Augen und des Korpers.

Verlängertes Mark (Medulla oblongata).

Wenn beim Frosche sämmtliche vor dem verlängerten Marke liegenden Hirntheile mit dem kleinen Gehirn bei Schonung der Verbindung des letzteren mit dem verlangerten Marke entfernt worden sind, so bewegt sich das Thier nicht mehr spontan, aber es nimmt bald wieder die Stellung ein, welche es auch im ruhenden unverletzten Zustande einnimmt. Auf Reize können ziemlich complicirte Bewegungen erfolgen, welche die Form von Kriechbewegungen oder unvollkommenen Sprüngen besitzen; Goltz†) hat dies geleugnet. Eckhard††) jedoch wies darauf hin, dass die Entfernung des Kleinhirnes mit Schonung der zurückbleibenden, besonders der das Kleinhirn mit dem verlängerten Marke verbindenden Theile ausgeführt werden müssen, um diese Bewegungen beobachten zu können. Die Warmblüter gehen nach einer ähnlichen Operation sehr rasch zu Grunde, und deshalb ist die Untersuchung bei denselben eine schwierige. Man findet aber auch bei diesen unter den gleichen Umständen ganz ähnliche Erscheinungen. Desmoulins†††) hat dergleichen Beobachtungen ausgeführt; Thiere, welche nur das verlängerte Mark und Rückenmark besitzen, sind zu Ortsbewegungen unfahig, wie Ferrier, Flourens, Brown-Séquard beobachtet haben; jedoch erfolgen auf Reize, wie bei den Kaltblütern, Bewegungen. Renzi hat nach Verletzungen verschiedener Theile des verlängerten Markes Störungen von verschiedenen Sinnesfunktionen

---

*) Bouillaud, Nouvelles recherches cliniques etc. Compt. rend. XCII. p. 388 et 1029.

**) Vulpian et Philipeaux, Note sur quelques expériences faites dans le but de déterminer l'origine profonde des nerfes de l'oeil. Gaz. méd. d. Paris. 1854. Nr. 30. p. 466.

***) W. Bechterew, Ueber die Verbindung der sogenannten peripheren Gleichgewichtsorgane mit dem Kleinhirn Versuche mit Durchschneidung der Kleinhirnstiele. Pflüger's Arch. XXXIV. S. 362.

†) Goltz, Beiträge zur Lehre von den Functionen der Nervencentren des Frosches. S. 76. Berlin, 1869.

††) Siehe Hermann's Handbuch II. 2. S. 105.

†††) Hermann's Handbuch II. 2. S. 97.

beobachtet. Ferner hat Rolando*) nach Verletzungen des verlängerten Markes convulsivische, viele Körpermuskel in's Mitleid ziehende Bewegungen beobachtet. Nach Eckhard (l. c.) ist der Herd für die Erzeugung dieser Bewegungen die Verbindung des verlängerten Markes mit der Brücke. Tenner und Kussmaul**) geben an, dass sie allgemeine Körperconvulsionen (epileptische Anfälle) bei Kaninchen nach Kompression sämmtlicher Hirnschlagadern noch erhielten, wenn sie das Gehirn bis zur Brücke abgetragen hatten; sie haben aber solche Convulsionen nicht erhalten, wenn sie durch Aortenunterbindung den Blutzufluss zum Rückenmark gehemmt haben; sie schreiben daher dem verlängerten Marke eine besondere Bedeutung für das Zustandekommen der epileptischen Krämpfe zu. Es ist jedoch zu bemerken, dass diese Annahme deshalb keine stichhaltige ist, weil es Luchsinger (s. S. 770) gelungen ist, auch durch Absperrung des Blutstromes vom Ruckenmark durch Aortenunterbindung Krämpfe, welche von dem Rückenmarke ausgelöst worden sind, zu erhalten. Ferner können durch mechanische Verletzungen, wie Nothnagel***) gezeigt hat, welche vom oberen Ende der ala cinerea bis zum Locus coeruleus seitlich von den Funiculi teretes bis auf $^1/_3$ der Dicke des Markes mit Hilfe einer Nadel ausgeführt worden sind, Krämpfe erzeugt werden; sind die Verletzungen etwas bedeutender, so treten sogar Zwangsbewegungen auf. Wenn das verlängerte Mark am hinteren Rande der Tubercula acustica abgetrennt worden ist, so gelingt es nicht mehr, diese epileptiformen Krämpfe hervorzurufen; wenn die Trennung jedoch vor dieser Stelle ausgeführt worden ist, so können sie noch immer hervorgerufen werden. Die von dieser Stelle aus ausgelösten Krämpfe sind jedoch solche, welche keinem wahren epileptischen Anfall eigenthümlich sind, wie Binswanger†) gezeigt hat. Er giebt an, dass »im Boden der Rautengrube in den lateralen Abschnitten von den medialen Abhängen der Clava bis zum vorderen seitlichen Begrenzungswinkel des Ventrikels reichend« solche Stellen liegen, von welchen aus tonische oder coordinirte klonische Bewegungen hervorgerufen werden können, die erregbarsten liegen nach vorne. Diese Bewegungen jedoch sind von der hier verlaufenden Trigemiumswurzel ausgelöste Reflexe; die Reflexcentra liegen im Haubentheil der Brücke; die Durchschneidung derselben und besonders die Reizung der Schnittfläche lösen ebenfalls

*) Hermann's Handbuch II. 2. S. 98.

**) A. Kussmaul u. A. Tenner, Untersuchungen über Ursprung und Wesen der fallsüchtigen Zuckungen bei der Verblutung, sowie der Fallsucht überhaupt. Molesch. Unters. III. S. I.

***) Nothnagel, Die Entstehung allgemeiner Convulsionen vom Pons und von der Medulla oblongata aus. Arch. f. path. Anat. IV. S. 1. 1868.

†) O. Binswanger, Kritische und experimentelle Untersuchungen über die Pathogenese des epileptischen Anfalls. Arch. f. Psych. XIX. S. 759.

heftige Reflexkrämpfe aus. Bei Fröschen hat Heubel*) durch Druck auf die hintere Fläche des Calamus scriptorius tonische und klonische Krämpfe erzeugt; er nennt diese Stelle, welche 1½ *mm* unter die Spitze des Calamus scriptorius ragt, Krampfcentrum des Frosches. Oberhalb und unterhalb dieser Stelle können solche Erscheinungen nicht hervorgerufen werden, und es ist gleichgiltig, ob die übrigen Gehirntheile vorhanden sind oder nicht; es kann dasselbe auch durch Gifte z. B. Picrotoxin [Roeber**), Heubel] angeregt werden. Steiner***) verlegt hierher das Locomotionscentrum für den ganzen Körper; er nennt es Hirncentrum. Bei Amphibien und Reptilien findet Fano†) in der Nähe des Athmungscentrums ein bulbäres Gangcentrum. Durch Verletzung dieser Theile werden Zwangsstellungen und Zwangsbewegungen hervorgerufen, Pendelbewegungen der Augen (Nystagmus). Bei zwei Menschen hat Meschede††) Zwangsrotationen von der gesunden nach der kranken Seite beobachtet; in beiden Fällen wurde bei der Section constatirt, dass eine der Oliven abnorm war.

Es giebt keinen Theil des Nervensystemes, in welchem auf so geringem Raume so viele hochst wichtige Centren, welche mit den wichtigsten und verschiedensten Functionen betraut sind, sich zusammen gedrängt finden. Im verlängerten Mark findet sich ein Centrum für den Lidschluss. Derselbe kann durch starke Erregungen des Opticus ebenso wie von Trigemiumsfasern der Conjunctiva ausgelöst werden. Das Centrum für die letztere Erregungsart liegt, wie Exner†††) gezeigt hat, in der Nähe der Spitze des Calamus scriptorius, die hintere Grenze desselben reicht jedenfalls nicht unterhalb des Calamus, wie die Beobachtungen Nickell's*†) gezeigt haben (die mit denen Exner's übereinstimmen, jedoch von denen Seck's abweichen). Er giebt ferner an, dass die vordere Grenze nicht höher als der proximale Rand der Varolsbrücke liegt. Die Schluckbewegungen werden ebenfalls von einem in der Medulla liegenden Centrum aus regulirt; Vulpian**†) findet bei jungen Katzen, dass nach Entfernung aller Hirntheile vor dem verlängerten Marke die Schluckbewegungen noch möglich sind, mit der Entfernung des letzteren aber aufhören.

*) E. Heubel, Das Krampfcentrum des Frosches. Pflüger's Arch. IX. S. 263. 1874.

**) Roeber, Ueber die physiologischen Wirkungen des Picrotoxins. Arch. f. Anat. u. Physiol. 1869. S. 38.

***) J. Steiner, Untersuchungen über die Physiologie des Froschhirns. Braunschweig, Vieweg. 1885.

†) G. Fano, Sul nodo deambulatorio bulbare. La salute (Italia med.) 1885. 3.

††) Meschede, Ueber pathologische Veränderungen und über die functionelle Bedeutung der Oliven des verlangerten Markes. Tagebl. d. 53. Naturforschervers.

†††) S. Exner, Experimentelle Untersuchungen der einfachsten psychischen Processe. Pflüger's Arch. VIII. S. 530.

*†) R. Nickell, Das Centrum des reflectorischen Lidschlusses. Pflüger's Arch. XLII. S. 547.

**†) Vulpian, Leçons sur la physiologie etc. p. 497. Paris 1866.

Nach Mosso*) wird nicht das ganze Centrum gleichzeitig erregt, sondern es pflanzt sich die Erregung allmählich von einem Theile desselben auf den anderen fort, wodurch das motorische Centrum des Schlundes successive von oben nach unten in Erregung geräth. Es wird also vom verlängerten Marke aus die wellenförmige Bewegung der Speiseröhre hervorgerufen, und ist sie einmal angeregt, so schreitet sie in bestimmter Weise fort, ob sie nun durch einen Bissen oder durch den Willen hervorgerufen worden ist, und kann willkürlich nicht gehemmt werden. Das Wesentliche über die Thätigkeit des in diesem Gehirntheile ebenfalls liegenden Athmungscentrums findet sich im Kapitel Athmung. Wir wollen hier nur erwähnen, dass Christiani**) bei Kaninchen durch Reizung des Opticus, ferner einer Stelle des Thalamus opticus in der Nähe der Vierhügel und vom Boden des dritten Ventrikels aus vertiefte oder beschleunigte Inspiration oder inspiratorischen Athmungsstillstand hervorrufen konnte. Ferner liegen hier auch die die Herzthätigkeit und die Contraction der Gefässe regulirenden Centren, die im Kapitel Kreislauf erwähnt sind. Auch Centren, die die Secretionsvorgänge beherrschen, haben hier ihre Lage. Bei mechanischen Verletzungen dieser Gegend kann eine reichlichere Speichelsecretion hervorgerufen werden, wie Loeb***) gefunden hat, als bei Reizung peripherer Speichelnerven. Auch die Thränensecretion wird von hier aus wahrscheinlich beeinflusst (Eckhard). Ein allgemeines Centrum für die Schweisssecretion scheint ebenfalls in der Medulla oblongata zu existiren†). Wir müssen hier eine eigenthümliche, eigentlich nicht mehr physiologische Thatsache erwähnen. Die Verletzung eines bestimmten Theiles des verlängerten Markes, dessen eigentliche Function unbekannt ist, ruft das Auftreten von Zucker im Harn hervor, wie Claude Bernard (s. dessen Leçons sur la physiol. etc.) gezeigt hat, hervor. Er hat mit Hilfe eines eigenthümlichen meisselförmigen Instrumentes, von dessen Schneide in der Mitte ein Dorn hervorragt, bei Kaninchen in der Depression, welche sich hinter einer flachen Erhabenheit zwischen beiden Ohren befindet, das Hinterhaupt durchstossen und dann das Instrument zwischen Knochen und Kleinhirn, ohne letzteres zu verletzen, fortgeschoben und es schliesslich in die Medulla oblongata eingeführt. Die Folge dieser Operation ist das Auftreten von Diabetes mellitus mit allen seinen Erscheinungen. Die Blase füllt sich rasch mit Urin, der zuckerhaltig ist, die Harnsecretion ist

*) Mosso, Ueber die Bewegungen der Speiseröhre. Molesch. Untersuchungen. XI. S. 327. 1874.

**) Christiani, Erregung der Medulla oblongata vom Nervus opticus aus. Arch. f. Anat. u. Physiol. 1880. S. 280.

Derselbe. Ein Athmungscentrum im Boden des dritten Ventrikels. Med. Cbl. 1880.

***) Loeb, Ueber die Secretionsnerven der Parotis und über Salivation nach Verletzung des 4. Ventrikels. Eckhard's Beiträge. V. S. 1. 1870.

†) Luchsinger, Hermann's Handbuch. V, 1. S. 437.

dauernd vermehrt. Ein Theil der Thiere geht zu Grunde, ein anderer Theil, bei welchen die Verletzung eine geringere war, kommt davon, und bei diesen verringern sich die diabetischen Erscheinungen und ver- verschwinden endlich ganz. Es ist eine ganze Reihe von Hypothesen über die Ursache der Erscheinung des Diabetes mellitus aufgestellt worden; es kann derselbe auch reflectorisch durch Reizung des Vagus und seiner Zweige und anderer Nerven hervorgerufen werden*). Ferner auch durch Exstirpation des Ganglion cervicale inferius (Cyon und Adaloff), ferner des Plexus coeliacus (s. S. 844 ff.). Cyon und Adaloff sehen als Ursache des Diabetes eine durch die verschiedensten Operationen hervorgerufene Hyperämie der Leber an. Auch Laffont**) sieht eine Gefässerweiterung als die Ursache der Glycosurie an. Eine solche Gefässerweiterung wird durch den Zuckerstich (Piqûure) oder durch pathologische Veränderungen im Boden des 4. Ventrikels hervorgerufen, ferner durch Reizung gewisser Nerven u. s. w. Die Centren, durch welche die Gefässerweiterung bedingt wird, liegen nach ihm in der Medulla unterhalb der kleinen Diagonale des Bodens des 4. Ventrikels symmetrisch getrennt, und jedes ist für sich erregbar; sie sind der Ausgangspunkt der gefässerweiternden Nerven, welche im Rückenmark bis zur Höhe des ersten Rückennervenpaares verlaufen, von wo aus sie bis vielleicht zum dritten Paare austreten und in den Stamm des Sympathicus und von diesem in die Nervi splanchnici übergehen. Die Wirkung des Zuckerstiches kann durch verschiedene Mittel beseitigt werden, z. B. durch Durchschneidung der Splanchnici; es ist jedoch zu bemerken, dass letztere allein oft selbst schon zum Diabetes führt. Oberhalb der Zuckerstichstelle fand Bernard noch eine andere Stelle, deren Verletzung Diabetes insipitus (vermehrte Wasserausscheidung im Harn) hervorruft, und es sind auch bei der Hydrurie von verschiedenen Beobachtern Erkrankungen des Bodens des 4. Ventrikels constatirt worden. Dieselbe ist aber auch hervorgerufen worden durch Verletzung anderer Gehirntheile, Verletzung des Kleinhirnes, der Sympathicusganglien (Eckhard), der Brücke (Kahler). Ueber die Folgen der Durchschneidung verschiedener Hirntheile, der Medulla oblongata hat Brown-Séquard***) noch Mittheilungen gemacht.

*) Bernard, Leçons sur la physiologie et de la pathologie du système nerveux. II. pag. 442.

C. Eckard, Ueber den Morphiumdiabetes. Eckhard, Beiträge. VIII. S. 95.

Filehne, Melliturie nach Depressorreizung beim Kaninchen. Cbl. f. d. med. Wissensch. Nr. 18. S. 321. 1878

**) M. Laffont, Recherches expérimentales sur la glycosurie considerée dans ses rapports avec le système nerveux. Journ. de l'anat et de l. physiol. 1880. p. 347.

***) Brown-Séquard, Compt. rend. LXXXIX. p. 657 u. 889. Arch. d. physiol. norm et path. 1879. p. 199 u. 494.

Derselbe. Expériences montrant que l'anesthésie due à certaines lésions du centre céphalo-rachidien peut-être remplacée par de l'hyperesthesie, sous l'influence d'une autre lésions de centre. Compt. rend. XC. p. 750.

B. Rückenmark (Medulla spinalis).

Bei Thieren, bei welchen das gesammte Hirn bis auf das Rückenmark entfernt worden ist, finden sich keine Bewegungen, die wir als spontan bezeichnen müssen. Nichts destoweniger können noch sehr complicirte Bewegungen mit Hilfe desselben erzeugt werden, und diese Thatsache hat die Veranlassung zu Untersuchung der Frage gegeben, ob nicht das Rückenmark «seelische Thätigkeiten» ausüben könne. Man muss aber von vorne herein bemerken, dass es ganz complicirte Reflexbewegungen giebt, die z. B. beim Menschen, sowohl im wachenden, wie im schlafenden Zustande unbewusst ablaufen, die also nicht durch die Seele veranlasst sind. Man hat beobachtet, dass ein geköpfter Salamander oder ein geköpfter Aal, wenn deren Schwanz einem brennenden Körper genähert wird, denselben so bewegt, dass er mit dem brennenden Körper nicht in Berührung kommt. Nun ist es aber von Osawa und Tiegel*) beobachtet, dass geköpfte Schlangen den Körper den glühenden Kohlen zuwenden. Man hat ferner beobachtet, dass, wenn bei geköpften Thieren Glieder entfernt werden, der Reizerfolg abgeändert wird, so dass die Thiere auf gewisse Reize z. B. andere Abwehrbewegungen mit verstümmeltem Körper ausführen als mit nicht verstümmeltem. Es ist jedoch zu bemerken, dass durch Entfernung dieser Glieder eine Reihe von Erregungen, welche modificirend auf den Reizerfolg einwirken, beseitigt werden. Zahlreiche Beobachtungen in dieser Art haben Pflüger**), Auerbach***) ausgeführt, welche von Lotze†) kritisirt worden sind. Trotzdem nehmen auch in neuerer Zeit noch Forscher eine seelische Thätigkeit des Rückenmarkes an. So erklärt sich Stefani††) bei Tauben für Rückenmarksbewusstsein nach Versuchen, welche er mit Grosshirnexstirpation ausgeführt hat; ferner hat sich Talma†††) ebenfalls für den Ablauf von psychischen Functionen im Rückenmarke der Frösche erklärt, auf Grund des von Bernard und anderen schon hervorgehobenen Unterschiedes im Verhalten geköpfter Frösche vor und nach der Durchschneidung der hinteren Wurzeln. Dem gegenüber weist Eckhard*†) auf die Beobachtungen von Fällen von Rückenmarksverletzung bei Menschen hin,

*) Osawa und Tiegel, Beobachtungen über die Functionen des Rückenmarkes der Schlangen. Pflüger's Arch. XVI. S. 90. 1877.

**) Pflüger, Die sensoriellen Functionen des Rückenmarkes etc. Berlin. 1853.

***) Auerbach, Ueber psychische Thätigkeiten des Rückenmarkes. Günzburg's med. Zeitschr. IV. 1853.

†) Lotze. Göttinger gelehrte Anzeigen. 1853. Stück 174—177. S. 1748—1750.

††) Stefani, Contribuzione alla fisiologia degli emisferi cerebrali. Riv. clinica. 1880.

†††) S. Talma, Eine psychische Function des Rückenmarkes. Pflüger's Arch. XXXVII. S. 617.

*†) Eckhard, Hermann's Handbuch. II, 2. S. 94.

bei welchen durch die Section nachgewiesen wurde, dass das Rückenmark vollständig durchtrennt war, und trotzdem das untere Stück zur Auslösung der vollständigsten Reflexbewegungen fähig war, bei welchen niemals die Menschen von irgend welcher Empfindung berichtet hatten, obwohl sie am besten über Empfindung und seelische Thätigkeit Auskunft geben können. Ferner zeigen die Beobachtungen von Goltz*) an Hunden, bei welchen das Lendenmark vollständig vom Brustmark abgetrennt war und nie mit demselben wieder verwachsen ist, welche complicirten, reflectorischen Vorgänge in dem von allen übrigen Theilen des centralen Nervensystems getrennten Lendenmark ablaufen können. Aehnliche Beobachtungen machte Tarchanoff**) bei Enten, welche er enthauptet hat, und Singer***) bei Tauben, welchen er das Rückenmark zwischen Brust- und Lendentheil durchschnitten hat, und bei welchen er die Erscheinungen, die in der Folgezeit auftreten, und welche leicht hervorzurufende Reflexbewegungen sind, beobachtet hat.

Van Deen†) hat zuerst behauptet, dass die Rückenmarksubstanz durch künstliche Reize nicht erregbar sei. Schiff schloss sich dieser Ansicht an; er nimmt an, dass die hinteren, grauen Stränge und die directen Fortsetzungen der Nervenwurzeln in den hinteren, weissen Strängen fähig sind, die sensiblen Erregungen fortzupflanzen; es können aber in ihnen die Erregungen nicht durch äussere, künstliche Reizmittel hervorgerufen werden. Diesen Theil des Rückenmarkes bezeichnet er als asthesodische Substanz. Die vorderen, grauen Stränge und die directen Fortsetzungen der vorderen Wurzeln in den vorderen weissen Strängen können motorische Erregungen fortpflanzen, aber durch äussere künstliche Reizmittel können diese Erregungen nicht hervorgerufen werden; er nennt diesen Theil des Rückenmarkes kinesodische Substanz. Es erhielt jedoch Budge††) durch electrische Erregung der vorderen Stränge Contraction der Blase, die fehlte, wenn er unterhalb der Reizstelle die vorderen Stränge eine Strecke weit abtrug. Dittmar†††) hat das Rückenmark quer durchschnitten, durch einen Längsschnitt die hinteren Stränge vom Reste des Rückenmarkes abgehoben, die vorderen

*) Goltz, Pflüger's Arch. VIII. S. 460. IX. S. 552; Freusberg, Pflüger's Arch. IX. S. 358.

**) J. Tarchanoff, Ueber automatische Bewegungen bei enthaupteten Enten. Pflüger's Arch. XXXIII. S. 619.

***) J. Singer, Zur Kenntniss der motorischen Functionen des Lendenmarks der Taube. Sitzungsber. d. Wiener Acad. 3. Abth. LXXXIX. S. 167. Siehe ferner Brown-Séquard: Recherches sur les mouvements rythmés des ailes et du thorax chez les oiseaux décapités on ayant subis d'autres lésions des centres nerveux. Arch. d. physiol. (5) II. p. 371.

†) Hermann's Handbuch. II, 2. S. 145.

††) J. Budge, Ueber die Reizbarkeit der vorderen Rückenmarksstränge. Pflüger's Arch. II. S. 511. 1869.

†††) C. Dittmar, Ein neuer Beweis für die Reizbarkeit der centripetalen Fasern des Rückenmarks. Bericht d. sächs. Ges. d. Wiss. 4. März 1870.

Wurzeln durchschnitten und den vorderen Theil des Rückenmarkes isolirt gereizt; er erhielt Blutdrucksteigerung in der Carotis, woraus er schliesst, dass er centripetal leitende Fasern des Rückenmarkes erregt hat, welche reflectorisch von der Medulla oblongata aus die Gefässe zur Contraction gebracht haben. Auch A. Fick nimmt die directe Erregbarkeit des Ruckenmarkes nach seinen Versuchen an. Einen geköpften Rumpf längerer Amphibien, z. B. einer Blindschleiche, machte Luchsinger*) mit Ausnahme des Schwanzes wärmestarr; hierauf reizte er die medullare Schnittfläche und erhielt Zuckung des Schwanzes. Luchsinger sieht die Wärmestarre als Folge der Wärmelähmung der Ganglienzellen an und sieht daher die Bewegung des Schwanzes nach der Reizung als einen Beweis für die Leitungsfähigkeit und Erregbarkeit der weissen Stränge des Rückenmarkes an. Schiff**) nimmt in Folge späterer Versuche an, dass die Hinterstränge erregbar wären, jedoch nicht die Vorderstränge. Das Ruckenmark des Frosches ist mechanisch erregbar, und Birge***) hat dies benutzt, um mit Hilfe einer in das Mark eingestochenen Nadel die erregbaren Theile desselben aufzusuchen, worauf wir später noch zurückkommen werden. Diese Thatsache ist auch von anderen bestätigt worden. Biedermann†) sucht durch eine von Hering gefundene Thatsache, die Erregbarkeit der Vorderstränge des Rückenmarkes nachzuweisen. Hering fand, dass Inductionsströme, welche in den Nerven vom Querschnitte zum Längsschnitte gerichtet sind (abterminale Inductionsatröme) nur im Querschnitte des Nerven wirksam sind, und je weiter von demselben sie sich entfernen immer mehr an Wirksamkeit verlieren; es wies nun Biedermann nach, dass auch beim Ruckenmark im höher liegenden Querschnitte solche Inductionsschläge wirksam sind, und dass sie weiter abwärts gegen das Lendenmark unwirksam werden, obwohl in dieser Richtung die Gefahr des Uebergreifens von Stromschleifen auf Wurzeln und der Erregung reflectorischer Bewegungen zunimmt. Gegen diese Versuche wendet Schiff††) ein, dass die Resultate, welche am Frosche erhalten worden sind, nicht sofort auch auf Säugethiere übertragen werden können. Uschinsky†††) hat das Rückenmark mit Kettenströmen erregt und Luchsinger durch Unterbrechung der Blutcirculation des Rücken-

*) B. Luchsinger, Ein neuer Versuch zur Lehre von der directen Reizbarkeit des Rückenmarks. Pfüger's Arch. XXII. S. 169.

**) M. Schiff, Ueber die Erregbarkeit des Rückenmarks. Pflüger's Arch. XXVIII, XXIX u. XXX.

***) E. A. Birge, Ueber die Reizbarkeit der motorischen Ganglienzellen des Rückenmarks. Arch. f. Anat. und Physiol. 1882. S. 481.

†) W. Biedermann, Ueber die Erregbarkeit des Rückenmarks. Sitzber. d. Wien. Acad. 3. Abth. LXXXVII. S. 210.

††) M. Schiff, Neue Versuche über die Erregbarkeit des Rückenmarks. Pflüger's Arch. XXXVIII. S. 182.

†††) S. Uschinsky, Ueber die Reizung des Froschrückenmarks mit Kettenströmen. Pflüger's Arch. XXXVII. S. 57.

markes durch Aortencompression (siehe S. 770ff.). In ähnlicher Weise hat Frédéricq*) die Blutcirculation im Rückenmark unterbrochen, indem er beim Hunde durch die rechte Carotis eine mit einem Gummibeutel versehene Sonde in die Brustaorta eingeführt und den Beutel mit Wasser aufgebläht hat. Er beobachtete, dass sowohl für die sensible als auch für die motorische Sphäre ein Excitationsstadium eintritt, welchem ein Lähmungsstadium am Hinterkörper folgt. Das motorische Erregungsstadium tritt 15—20" nach dem Aortenverschluss ein. Die motorische Lahmung ist erst nach einer Minute mehr weniger vollständig. Die sensible Erregung tritt erst $1^1/_2$—2 Minuten nach dem Verschluss auf, die Anästhesie ist erst nach 3—$3^1/_2$ Minuten vollstandig. Wird die Blutcirculation wieder frei gegeben, so kehrt die Sensibilitat früher zurück als die Mortilitat. Man hat Veränderungen der Form der Ganglienzellen in Folge von Reizungen beobachtet. Bei jungen Hunden hat Miller-Ord**) gesehen, dass die Form der Ganglienzellen durch starke faradische Ströme verandert wird. Das Protoplasma der grauen Rückenmarkssubstanz contrahirt sich unregelmässig, indem es sich auf der einen Seite verdichtet, auf der anderen rarificirt, und die Nervenzellen streben der Kugelgestalt zu. Korybutt-Daszkiewicz***) giebt an, dass, wenn er den Querschnitt des Froschrückenmarkes successive mit Hämotoxylin, Migrosin, Eosin und Safranin farbte, auf einen roth gefärbten Kern 8,97 blau gefärbte Kerne kommen, wenn das Rückenmark nicht erregt worden war. Bei Fröschen, bei welchen der achte Spinalnerv durch eine Stunde mit wiederholten Unterbrechungen faradisch gereizt worden ist, kommen im entsprechenden Querschnitt auf einen rothen nur 2,71 blaue Kerne. Diese Angabe konnte Hodge†) nicht bestätigen. Er giebt jedoch seinerseits an, dass die gereizten Ganglienzellen, sowie ihre Kerne beim Frosche kleiner sind als die nicht gereizten. Die gereizten Kerne färben sich nach Gaulé's Methode stärker blau als die nicht gereizten. Auch bei Katzen, denen er das Rückenmark vom Gehirn getrennt hat, hat er Versuche mit den angegebenen Resultaten ausgeführt. Durch Zerstorung einzelner Rückenmarkstheile wird auch secundäre Degeneration veranlasst. So beobachtete Zunker††) in einem Falle der Zerstörung der grauen Vorder-

*) L. Frédéricq, L'anémie expérimentale comme procédé de dissociation des propriétés motrices et sensitives de la moëlle épinière. Comm. prélimin. Acad. roy. de Belgique. Cetr. de Bull. 3. Sér. XVIII, 7. p. 54.

**) W. Miller-Ord, On the effect of strong induction-currents of the spinal cord. Proceed. Roy. Soc. XXVIII. p. 265.

***) B. Korybutt-Daszkiewicz, Wird der thätige Zustand des Centralnervensystemes von mikroskopisch wahrzunehmenden Veränderungen begleitet? Arch. f. mikroskop. Anat. XXXII. S. 51.

†) C. F. Hodge, Some effects of electrically stimulating ganglioncells. Amer. journ. of physiol. Baltimore, 1888/89. p. 376.

††) Zunker, Klinischer Beitrag zur Function der grauen Vordersäulen des Rückenmarkes. Zeitschr f. klin. Med. II. S. 347.

hörner zwischen dem 2. und 4. Lendenwurzelpaare Degeneration der Aeste des Cruralis und der von ihnen versorgten Muskeln. Man hat mit Hilfe künstlicher Erregung die Centren aufgesucht, welche bestimmte Muskeln erregen können. Die ausgebreiteste Anwendung hat die in diesem Falle zuverlässlichste Methode, die mechanische Reizung gefunden. Birge (l. c.) hat, wie wir schon vorhin erwähnt haben, mit Hilfe eines von Ludwig angegebenen Apparates durch eine Nadel, welche genau bis zu einer gewissen Tiefe eingesenkt werden konnte, die einzelnen Theile des Froschrückenmarkes mechanisch gereizt. Jeder Stich ruft einen Tetanus hervor, der sich stets auf die gereizte Seite und auf bestimmte Muskeln beschränkt; derselbe tritt nach Entfernung des grauen Vorderhornes nicht mehr ein. Ferner können aber auch die weissen und grauen Hinterstränge, sowie ein Theil der Seitenstränge entfernt werden, ohne dass derselbe ausbleibt. Er schliesst daraus, dass die motorischen Ganglienzellen es sind, welche die einzelnen Stiche mit Tetanus beantworten. Wahrscheinlich sind auch die Commissuren erregbar.

In ähnlicher Weise hat Sirotinin*) das Froschrückenmark erregt und die Zuckungen der einzelnen Muskeln aufgeschrieben. Er fand, dass die Zuckungen immer in beiden Beinen erfolgen; sie werden weder von der Reizung Dura noch von der der hinteren Wurzeln, sondern von der Reizung des Rückenmarkes selbst bedingt. Sämmtliche drei Muskeln, der Iliopsoas, der Semintendinosus und der Gastrocnemius konnten durch Stiche, welche nahezu in der medianen Längslinie lagen und bis in die Vorderstränge reichten, von jedem Punkte vom 2. bis zum 6. Wirbel aus zur Zuckung gebracht werden. Es ist jedoch zu bemerken, dass der Iliopsoas auf je 100 Stiche an den obersten Wirbeln häufig mit mehr Zuckungen antwortet als an den unteren Wirbeln, der Semitendinosus an den mittleren Wirbeln am häufigsten antwortet und der Gastrocnemius an den untersten Wirbeln. Die Contractionen waren anhaltend; jeder von den Muskeln hat eine Reizstelle, von welcher aus er am leichtesten zur Zuckung veranlasst werden kann. Die Verschiebung der Stichstelle in querer Richtung hat keine Differenz hervorgerufen. Die Reizung des vorderen und hinteren Stranges (seichte und tiefe Einstiche) hat keinen Unterschied gemacht. Er hat ferner auch electrische Reizungen versucht. Er stellt sich vor, dass das Rückenmark der Länge nach angeordnete Centren enthält, welche allerdings mit allen Muskeln in Verbindung stehen, jedoch in verschiedener Weise. Deboeck**) versuchte diese Methode auch am Rückenmark des Kaninchens. Er beobachtete, dass der Reizerfolg in demselben Rückenmarksquerschnitt immer derselbe ist, in welchem Abstande von der Mittellinie er auch die Nadel einstechen mochte. Wenn Gehirn und Rückenmark miteinander verbunden sind, so folgt jedem Stiche ein kurz dauernder klonischer Krampf. Wenn das Gehirn abgetrennt ist, so ist die Erregbarkeit des Markes so gesunken, dass er auf die mechanische Reizmethode verzichten und unipolare Inductionsreizung anwenden musste, bei welcher die Nadel als Electrode benutzt wurde.

Reflexe werden durch alle Theile des Rückenmarkes vermittelt. Als allgemeine Reflexe werden solche bezeichnet, bei welchen

*) W. Sirotinin, Die punktförmig begrenzte Reizung des Froschrückenmarks. Arch. f. Anat. u. Physiol. 1887. S. 154.

**) Deboeck, Die Reizung des Kaninchenrückenmarks mit der Nadel. Du Bois-Reymond's Arch. 1889.

alle Körpermuskeln von einer Hautstelle aus erregt werden. Beim Frosche kann man auch nach Entfernung des gesammten Gehirnes mit dem verlängerten Marke, also mit Hilfe des Ruckenmarkes allein von irgend einer beliebigen Hautstelle aus in allen Körpermuskeln bei genugender Stärke Reizreflexe auslösen. Man glaubte, dass bei Säugethieren dies nicht möglich sei.*) Bei Ziegen, jungen Katzen und Kaninchen konnte jedoch Luchsinger**) allgemeine Reflexe mit Hilfe des Rückenmarkes, z. B. von den vorderen auf die hinteren Beine erhalten. Dass Owsjannikow solche nicht erhalten hat, schreibt er dem Umstande zu, dass von denselben erwachsene Kaninchen zu den Experimenten benutzt worden sind, da man bei diesen nur schwache Allgemeinreflexe beobachten kann. Man hat ferner gekreuzte Reflexe, sogenannte »Trabreflexe« (Luchsinger) beobachtet. Bei Tritonen und Eidechsen hat Luchsinger***) durch Kitzeln eines Vorderbeines Reflexe auf das diagonale Hinterbein ausgelöst (s. S. 757). Bei Fröschen und Kaninchen ist dies nicht möglich. Die Erscheinung hängt mit der normalen Trabbewegung jener Thiere augenscheinlich zusammen. Er hebt ferner hervor, dass verschiedene Reflexe von derselben Stelle durch schwache oder starke Reize hervorgerufen werden können. Er hat mit Guillebeau†) die Leitungsbahnen für diese Trabreflexe bestimmt. Langendorff††) hat jedoch gekreuzte Reflexe auch beim Frosche beobachten können. Er fand bei Reizung der Augen- oder Ohrgegend Schleudern der gegenuberliegenden Hinterbeine. Koschewnikoff†††), ferner Masius und Vainlair*†) haben die einzelnen Abtheilungen des Rückenmarkes, von welchen aus die einzelnen Muskelgruppen innervirt werden, zu bestimmen gesucht. Sie geben an, dass das Reflexcentrum für die vordere Extremität des Frosches 1—1 ½ *mm* vor dem Abgange des 2. Rückenmarksnervenpaares beginnt und 3 bis 3 ½ *mm* Ausdehnung besitze, indem es sich bis unterhalb des Abganges des 3 Nervenpaares erstreckt. Jeder Eingriff in dieses Centrum stort die Reflexbewegungen der vorderen Extremität. Das Centrum fur die

*) Owsjannikow, Ueber einen Unterschied in d. reflectorischen Leistungen des verlängerten und des Rückenmarkes. Bericht d. sächs. Gesellsch. d. Wiss. 19. Nov. 1874.

**) B. Luchsinger, Ist wirklich das normale Rückenmark der Säuger allgemeiner Reflexe unfähig? Pflüger's Arch. XXII. S. 176.

***) B. Luchsinger, Ueber gekreuzte Reflexe. 2. Mitth. Pflüger's Arch. XXII. S. 179 und: Zur Theorie der Reflexe. 3. Mitth. Ebendaselbst. XXIII. S. 308.

†) A. Guillebeau und B. Luchsinger, Fortgesetzte Studien am Rückenmark Pflüger's Arch. XXVIII. S. 61.

††) O. Langendorff, Ueber einen gekreuzten Reflex beim Frosch und allgemeine Spinalreflexe beim Kaninchen. Med. Cbl. 1880. Nr. 28.

†††) Koschewnikoff, Ueber die Empfindungsnerven der hinteren Extremitäten. Arch. f. Anat. u. Physiol. 1868.

*†) Masius et Vanlair, Recherches expérimentales etc. Mémoires couronnées etc. de l'caad. etc. de Belgique. XXI. p. 23. 1870.

hintere Extremität befindet sich zwischen dem 4. und 6. Wirbel. Sehr eingehende Beobachtungen hat Freusberg*) über die Reflexbewegungen, welche durch das Lendenmark des Hundes vermittelt werden, angestellt. Es sind diese Beobachtungen bei jungen Hunden ausgeführt worden, denen vor längerer Zeit das Rückenmark zwischen dem Lenden- und Brustmark vollständig durchtrennt worden war. Er beobachtete, dass durch schwache sensible Reize, z. B. durch das Hängen der hinteren Extremität, oder durch das Einfuhren eines Thermometers zwischen die Ballen des Hinterfusses, regelmässig schlagende Bewegungen der letzteren hervorgerufen werden. Dieselben wurden ausgefuhrt durch wechselnde Contractionen der entsprechenden Antagonisten. Diese Bewegungen konnten auch gehemmt werden durch starke sensible Reize, welche an irgend eine Hautstelle des Hinterthieres ausgeübt worden sind (Drücken einer Pfote, Lagerung des Körpers auf eine ausgebreitete Hautstelle u. s. w.). Es konnten diese regelmässigen Gangbewegungen auch durch Reizungen vom Mastdarm aus (bei der Defecation) ausgelöst werden. Diese Beobachtungen sind ein Beweis dafür, dass ganz complicirte und wohl abgestufte Bewegungen, sogar periodische, reflectorisch durch das Lendenmark durch schwach andauernde sensible Reize hervorgerufen werden können. Masius und Vanlair geben an, dass nur dasjenige Stück des Rückenmarkes, welches unterhalb des Abganges des letzten Nervenpaares sich befindet, unfähig ist, Reflexe zu geben. Sanders-Ezn**) und Eckhard***) geben an, dass das fur Reflexe ungeeignete Ende des Rückenmarkes beim Frosche schon unterhalb des 7. Nervenpaares beginne. Dagegen konnte jedoch Gad†) zeigen, dass das Froschrückenmark noch unterhalb des Abganges des 7. Wurzelpaares Reflexfunctionen besitzt. Wiederholt hat man Beobachtungen gemacht, welche darauf hindeuten, dass durch Vermittlung des Rückenmarkes von den Körpernerven aus die Bewegungen der Pupille beeinflusst werden können. Einschlägige Beobachtungen sind von Budge, Salkowski gemacht worden. Man hat an der Existenz dieser Centra ciliospinalia††) gezweifelt. Luchsinger†††) konnte zeigen, dass bei durchschnittenem Halsmarke durch Reizung sensibler Nerven Pupillenerweiterung erhalten werden kann. Auch Ott*†) hat nach Durchschneidung des Halsmarkes bei Katzen auf Ischiadicusreizung Pupillenerweiterung folgen sehen.

Es ist zu bemerken, dass nicht nur von der Haut aus, sondern

*) Freusberg, Reflexbewegungen beim Hunde. Pflüger's Arch. IX. S. 358.

**) Sanders-Ezn, Arbeiten aus d. physiol. Anstalt zu Leipzig. S. 29. 1867.

***) Hermann's Handbuch. II, 2. S. 58.

†) J. Gad, Ueber Centren und Leitungsbahnen im Rückenmark des Frosches. Arch. f. Anat. u. Physiol. 1884. S. 304.

††) Siehe Hermann's Handbuch. II, 2. S. 51.

†††) B. Luchsinger, Weitere Versuche und Beobachtungen zur Lehre von den Rückenmarkscentren. Pflüger's Arch. XXII. S. 158.

*†) J. Ott, Ciliospinal centres. Journ. of nerv. and ment. dis. VIII.

auch von den Muskeln aus Reflexe hervorgerufen werden können. Auf diese Möglichkeit hat Sachs*) aufmerksam gemacht. Er beobachtete, dass durch directe Reizung des Sartorius des Frosches, sowie des zu demselben gehenden Nervenstämmchens Reflexbewegungen erhalten werden können.

Erb**) und Westphal***) machten zuerst aufmerksam auf die sogenannten Sehnenreflexe. Dieselben können erhalten werden von allen Sehnen. Wenn man z. B. beim Menschen auf das Ligamentum patellare schnelle Schläge ausführt, so treten Zuckungen des Quadriceps ein. Diese Reflexe sind auch bei Kaninchen beobachtet, und bestehen nach höheren Durchschneidungen des Rückenmarkes in der Gegend des dritten Brustwirbels fort†). Erb sieht diese Sehnenreflexe an als Folge der mechanischen Reizung der in den Sehnen sich verbreitenden Nervenfasern, welche auch von Rollet††) nachgewiesen worden sind. Westphal jedoch macht auf die Möglichkeit aufmerksam, dass es sich um directe Reizung des Muskels durch Ausdehnung handeln könnte. Es ist jedoch zu bemerken, dass Schultze schon beobachtet hat, dass bei Kaninchen die Sehnenreflexe nach Durchschneidung der entsprechenden Muskelnerven aufhören.

Tschirjew†††) hat gefunden, und diese Thatsache ist von Senator*†), Prévost**†) bestätigt worden, dass der Patellarreflex bei Kaninchen nach Durchschneidung des Markes zwischen dem 5. und 6. Lendenwirbel aufgehoben wird. Halbseitige Durchschneidung oder Durchschneidung der Seitenstränge allein hebt den halbseitigen Sehnenreflex auf. Waller***†) hat zuerst die Latenzzeit für verschiedene Sehnenreflexe bestimmt und fast dieselbe Zeit 0,03—0,04" gefunden. Jarisch und Schiff*††) finden lange Latenzzeiten, Eulenburg**†† jedoch findet wieder kurze

*) C. Sachs, Physiol. u. anatom. Untersuchungen über d. sensiblen Nerven d. Muskeln. Arch. f. Anat. u. Physiol. 1874. S. 175. 188.

**) Erb, Ueber Sehnenreflex. Verh. d. naturhist.-med. Ver. z. Heidelberg. I. S. 137. 1855.

***) C. Westphal, Ueber einige Bewegungserscheinungen an gelähmten Gliedern. Arch. f. Psych. V. S. 792. 1875.

†) Schultze und Fürbringer, Cbl. f. d. med. Wiss. 1875. Nr. 54. S. 929.

††) A. Rollet, Ueber den Nervenplexus etc. Sitzber. d. Wien. Acad. 3. Abth. LXXXIII. Jan.-Hft. 1876.

†††) Siehe auch S. Tschirjew, Schreiben an Herrn du Bois-Reymond, Ueber die Bedeutung des Kniephänomens für die Theorie der Tabes dorsalis. Arch. f. Anat. und Physiol. 1880. S. 566.

*†) H. Senator, Ueber Sehnenreflexe und ihre Beziehungen zum Muskeltetanus. Arch. f. Anat. u. Physiol. 1880. S. 197.

**†) J. L. Prévost, Contribution à l'étude des phénomènes nommés reflexes tendinaux. Revue méd. d. l. Suisse romande. 1881. Nr. 1 u ff.

***†) A. Waller, On muscular spasms known as, »tendon reflex«, Brain. IX. p. 179.

*††) A. Jarisch und E. Schiff, Untersuchungen über das Kniephänomen. Wiener med. Jahrb. 1882. S. 261.

**††) A. Eulenburg, Ueber Zeitmessung und graphische Darstellung der Sehnenreflexe. Zeitschr. f. klin. Med. IV. S. 179.

Latenzzeiten, Watteville*) bald kurze, bald lange, Rosenheim**) wiederum bedeutend lange und Lombard***) wieder kurze. Der Sehnenreflex kann, wie Schreiber†) gefunden hat, nicht bloss von der Patellarsehne aus, sondern auch von den übrigen Theilen des Kniegelenkes ausgelost werden. M. Sternberg††) giebt nach seinen Versuchen, die er an Kaninchen ausgeführt hat, an, dass der Sehnenreflex aus einem Knochen- und einem Muskelreflex zusammengesetzt sei; die Sehne spiele nur eine mechanische Rolle; den von anderen behaupteten Fascien- und Periostreflex konnte er nicht bestätigen. Er fand bei vielen Kranken, dass der Sehnenreflex cerebrale Hemmungen und Verstärkungen erfahren kann. Ferner untersuchte S. Sternberg†††) den Einfluss der Ermüdung auf Sehnenreflexe. Bei einem Menschen, bei welchem das linke Kniephänomen fehlte, fand Pick*†) bei der Section im Rückenmarke am Uebergange des unteren Dorsal- in das obere Lendenmark auf der linken Seite eine starke Faserdegeneration in der hinteren Wurzeleintrittszone. Reichert**†) bestätigt die von Bowditch und Warren***†) aufgefundene Thatsache, dass sensible Reize einen grossen Einfluss auf die Intensität des Patellarreflexes haben. Er fand, dass zwischen der Reizstärke und der Stärke des Reflexes kein Zusammenhang besteht und folgert daher, dass nur durch cerebrale Centren diese Reflexe beinflusst werden.*††)

Es ist also nach alledem kein Zweifel, dass das Reflexcentrum für den sogenannten Sehnenreflex im Lendenmark seine Lage hat. In diesem befinden sich auch die Reflexcentren für die tonische Contraction der Sphincteren der Blase und des Mastdarmes, so dass wir hier es in der That mit einem wahren Reflextonus zu thun haben. Lesser und Rosenthal**††) versuchten den Verschluss durch die Sphincteren

*) A. de Watteville, On reflexes and pseudoreflexes. Brit. med. Journ. 1882. 20 May.

**) Th. Rosenheim, Experimentelle Untersuchungen u. s. w. Arch. f. Psychiatr. XV. S. 184.

***) W. Lombard, Is the »knee-kick« a reflex act? Am. journ. of med sc. 1887. Jan. and Amer. journ. of psychol. 1887. Oct. In dieser Abhandlung erklärt er sich gegen die reflectorische Natur, während er in einer späteren Abhandlung sich für die reflectorische Natur des Sehnenreflexes ausspricht. W. P. Lombard: On the nature of the knee-jerk. Journ. of physiol. X.

†) J. Schreiber, Experimentelle Untersuchungen über das Kniephänomen. Arch. f. experim. Path. XVIII. S. 270.

††) M. Sternberg, Ueber Sehnenreflexe. Verh. d. IX. Congr. f. innere Med 1890. S. 428.

†††) S. Sternberg, Sehnenreflexe bei Ermüdung. Cbl. f. Physiol. I. S. 81.

*†) A. Pick, Anatomischer Befund bei einseitigem Fehlen des Kniephänomens. Arch. f. Psych. XX. S. 896.

**†) E. T. Reichert, The knee-jerk after section of the spinal cord. Journ. of nerv. and ment. disease. Febr. 1890.

***†) Bowditch and Warren, The knee-jerk and its physiological modifications. Journ. of physiol. XI. p. 25.

*††) H. P. Bowditch, The reinforcement and inhibition of the knee-jerk. Boston. med. and surg. journ. 1888. 31. Mai.

**††) Lesser u. Rosenthal, De tono cum muscul. tum eo imprimis qui sphincterum vocatur. Regio-monti 1857.

durch die natürliche Elasticität derselben zu erklären. Heidenhain und Kohlberg jedoch fanden, dass der Schliessmuskel der Blase während des Lebens selbst in der Narkose einen grösseren Druck als nach dem Tode aushält. Diese Erscheinung weist auf einen unwillkürlichen Tonus des Blasensphincters hin. Die Existenz desselben ist auch von Gianuzzi, Nawrocki, Budge nachgewiesen worden. Masius unterscheidet ein Centrum ano-spinale, welches beim Kaninchen in der Höhe der Zwischenscheibe zwischen 6. und 7. Lumbalwirbel und beim Hunde entsprechend dem unteren Theile des 5. Lendenwirbels sich befindet und ein Centrum vesico-spinale, welches dicht hinter dem ersteren, aber getrennt von ihm liegt. Goltz hat bei jungen Hunden das Rückenmark zwischen Lenden- und Brustmark vollständig durchtrennt und nie eine Vereinigung der Enden mehr beobachten können. Es gelang ihm, mehrere solche Thiere am Leben zu erhalten und an diesen Thieren nach Ablauf aller Reizerscheinungen und Eintritt des besten Wohlbefindens eingehend die Functionen des Lendenmarkes, welches von dem übrigen Centralorgan vollständig getrennt war, zu studiren. Neben dem Einfluss auf die Erection, auf die Circulation im Hinterthiere u. s w. konnte er an diesen Thieren zeigen, dass das Lendenmark das reflectorische Centrum für die Entleerung der Blase ist. Wenn die Blase gefüllt war, so konnte sie durch ganz leichte sensible Reize, welche von bestimmten Orten des Hinterkörpers ausgeübt worden sind, zur Contration angeregt werden; so durch Druck auf die Blase durch die Bauchdecken, durch leichte Berührung der Analgegend. Er beobachtete ferner, dass bei Einführung des Fingers oder auch nur eines ganz dünnen Thermometers in den After rhythmische Contractionen des Schliessmuskels hervorgerufen wurden, welche also durch einen andauernden, schwachen sensiblen Reiz durch Vermittlung des Lendenmarkes (nach Zerstörung desselben blieben sie aus) in ganz ähnlicher Weise entstehen, wie es Freusberg an denselben Thieren bei anderen, willkürlichen Muskeln beobachtet hat. Auch diese rhythmischen Contractionen konnten durch sensible Reize gehemmt werden (Reizung der Hinterpfote durch starke Inductionsschläge). Ott*) hat ebenfalls wie Gluge die von Goltz beobachteten rhythmischen Contractionen des Sphincter ani und deren Hemmung durch centrale Ischiadicusreizung gesehen. Er giebt an, dass auch die Vaginalmuskeln an denselben theilnehmen. Bei der Katze liegt nach seinen Beobachtungen das Anospinalcentrum zwischen 6 und 7. Lendenwirbel; das Vesicospinalcentrum liegt bei diesem Thier und beim Kaninchen zwischen 5. und 6. Lendenwirbel. (Masius hat eine andere Lage angegeben, wie wir vorher angeführt haben.) Für den Menschen

*) J. Ott, Observations on the physiology of the spinal cord. Journ. of physiol. II. p. 42.

giebt Kirchhoff*) an, dass das Centrum ano-vesicale nicht im oberen Theile des Lendenmarkes, sondern am Ende des Sacralmarkes in der Gegend der Austrittsstelle des 3. und 4. Sacralnerven liegt. Es ist zu bemerken, dass der Reflextonus der Sphincteren auch während der Narkose in einem Stadium, in welchem die Reflexbewegungen bedeutend herabgesetzt sind, noch immer beobachtet werden. Auch für die weiblichen Geschlechtsorgane, für Uterus und Vagina, liegen die entsprechenden Centren im Lendenmarke. Wenn man bei trächtigen Kaninchen diese Organe blosslegt, kann man das Auftreten von Bewegungen derselben beobachten, welche nach Durchtrennung sämmtlischer Uterinnerven, wie Kehrer**) gefunden hat, aufhören. Auch durch Reizungen verschiedener Abtheilungen des Gehirnes und Rückenmarkes können solche Bewegungen hervorgerufen werden; hierher gehört auch die Beobachtung Scanzoni's, dass durch Reizung der Brustwarze reflectorisch Uteruscontractionen hervorgerufen werden können. Schlesinger***) konnte durch centrale Reizung des Plexus brachialis Bewegungen des Uterus erzeugen. Sehr wichtige Beobachtungen über das Verhältniss zwischen dem Lendenmark und den weiblichen Geschlechtsorganen hat Goltz†) gemacht. Er hatte bei einer Hündin das Lendenmark vom Brustmark vollständig getrennt, und trotz der langen Beobachtungszeit konnte nie ein Zeichen der Vereinigung der durchtrennten Theile des Markes gefunden werden; bei der Section des Thieres zeigten sich die Stumpfe des Markes ca. 1 *cm* weit von einander entfernt. Das Thier hatte sich nach der Operation vollständig erholt und wohl befunden; das Vorderthier empfand keine Wahrnehmung von den Vorgängen im Hinterthier. Es traten die Erscheinungen der Brunst ein, das Thier hatte empfangen und ein lebensfähiges Junges ohne Kunsthilfe geboren. »Bei und nach diesen Vorgängen hat dieses Thier alle die damit verbundenen Naturtriebe (Instincte) entfaltet, ebenso wie ein unversehrtes Geschöpf.« Auffallend war, dass, obwohl es gar keine sensible Nachricht vom Hinterkörper empfing und auch keine motorischen Impulse in denselben übertragen konnte, also gar keine sensorielle und motorische Verbindung mit dem Hinterkörper hatte, diese Hündin, während sie vor der Brunst allen Hunden sich feindlich gegenüber verhielt, während der Brunst sich freundschaftlich gegen das andere Geschlecht benahm, ferner, dass sie nach der Geburt genau dieselben Naturtriebe zeigte, wie ein unversehrtes Thier. Auch die Skelettmuskeln werden continuirlich von den nervösen Centren des Rückenmarkes

---

*) Kirchhoff, Zur Localisation des Centrum ano-vesicale im menschlichen Rückenmark. Arch. f. Psych. u. s. w. XV. S. 607.

**) F. A. Kehrer, Ueber die Zusammenziehungen des weiblichen Genitalkanals. S. 28. 1863.

***) W. Schlesinger, Ueber Reflexbewegung des Uterus. Wiener med. Jahrbücher. Redig. von Stricker. S. 1. 1873.

†) Fr. Goltz, Ueber den Einfluss des Nervensystems auf die Vorgange während der Schwangerschaft und des Gebäraktes. Pflüger's Arch. IX. S. 552.

beeinflusst; es spricht sich dieser Einfluss in dem sogenannten Tonus der Skelettmuskeln aus. Bezüglich der älteren Literatur dieses Gegenstandes verweisen wir auf eine Publication Heidenhain's*). Um die durch eine vom Rückenmarke ausgehende dauernde Erregung hervorgerufene schwache Contraction der Skelettmuskeln, den Tonus derselben, festzustellen, haben mehrere Forscher die Länge der Muskeln sehr genau vor und nach der Durchschneidung ihrer motorischen Nerven gemessen. Heidenhain, Auerbach, Schwalbe und Pflüger konnten keine Verlängerung derselben nach der Durchschneidung ihrer Nerven finden, während Steinmann**) eine Verlängerung der Muskeln nach der Durchschneidung der hinteren Wurzel fand. Wenn man einen Frosch decapitirt, hierauf aufhängt, so sieht man, wenn auf einer Seite der Plexus ischiadicus durchschnitten ist, dass die Extremität der nicht operirten Seite höher gehalten wird als die andere. Dieses Experiment trägt nach seinem Erfinder Brondgeest***) den Namen. Er zeigte, dass die Ursache dieser Contractionen der Muskel auf der unverletzten Seite schwache sensible Reize sind, welche von der gespannten Haut (und, wie Andere gezeigt haben, auch von den Gelenken u. s. w.) aus entstehen, so dass also dieser Tonus der Muskel als ein Reflextonus zu bezeichnen ist. Einige Einwendungen, welche diesem Versuche gegenüber gemacht worden sind, sind vollständig widerlegt worden. Eckhard†) macht aufmerksam, dass dieser Brondgeest'sche Versuch nur eine modificirte Form der Erscheinung ist, dass der decapitirte Frosch, welcher nur sein Rückenmark besitzt, stets eine bestimmte, der normalen gleiche Stellung einnimmt. Hermann††) hat gezeigt, dass bei diesem durch das Rückenmark hervorgerufenen Tonus nicht alle Muskeln in gleichem Grade erregt sind, dass überhaupt nicht alle Muskeln bei demselben in Contraction sind†††). Mommsen*†) hat den Brondgeest'schen Versuch nach dem Vorgange Eckhard's wiederholt, indem er den Frosch zur Vermeidung des Einflusses der Schwere in wässeriger Flüssigkeit aufgehängt hat. Der Extensor cruris (Triceps femoris) zeigte schwache Contractionen, der Gastrocnemius nicht; durch Morphium wird der Tonus nicht aufgehoben, aber durch Cocaïn; auch Anästhesirung der Haut und Enthäutung lassen ihn be-

*) Heidenhain, Physiol. Studien, S. 9ff. Berlin 1856.

**) Steinmann, Ueber den Tonus der willkürlichen Muskeln. Mélanges biol. tirés du Bull. d. l'acad. impériale d. sciences d. St. Petersbourg. VII. p. 806. 1871.

***) Brondgeest, Onderzoekingen over den Tonus der willekoerigen spieren. Academische Proefschrift. Utrecht 1860.

†) Hermann's Handbuch. II, 2. S. 68.

††) L. Hermann, Beitrag zur Erledigung der Tonusfrage. Arch. f. Anat. u. Physiol. 1861. S. 350ff.

†††) M. Mendelsohn, Sur le tonus des muscles striés. Soc. d. Biolog. 1881. 15. Oct.

*†) J. Mommsen, Beitrag zur Kenntniss des Muskeltonus. Virchow's Arch. CI. S. 22.

stehen, woraus er schliesst, dass der Reflex vom Muskel und seinen Adnexen herrührt.

Im Rückenmark befinden sich Centren, welche die Athmung und andere, welche die Gefässcontraction beeinflussen; deren Leistung wird in den entsprechenden Kapiteln erörtert. Ferner finden sich in demselben Centren für die Innervation der Schweissdrüsen*). Diese Centren können reflectorisch erregt werden, ebenso durch Hitze, durch Erstickung, durch Gifte, z. B. Picrotoxin. Nawrocki**) hatte diese Centren geleugnet, beobachtete aber doch nach Durchtrennung des Halsmarkes in einem Falle Schweisssecretion, welche durch Picrotoxin hervorgerufen worden war. Auch Marmé hatte ursprünglich die spinalen Schweisscentren geleugnet, sich aber schliesslich von der Gegenwart derselben überzeugt. Ott (l. c.) bestätigt durch seine Versuche die Gegenwart von Schweisscentren im Rückenmark.

Der Faserverlauf im Gehirn und Rückenmark.

Die Fasern der peripherischen Nerven setzen sich nicht einfach direct in die der Centralorgane fort, so dass die Fortleitung der Erregung in den Centralorganen keine gleichmässige ist. Es sind wahrscheinlich die Leitungsbahnen an verschiedenen Stellen durch zwischen geschaltete Zellen unterbrochen, und an diesen Stellen erleidet die Gleichmässigkeit der Leitung eine Unterbrechung. Die Ungleichmässigkeit derselben zeigt sich an solchen Stellen der Centralorgane in der Form einer Verzögerung. So fand Exner***), welcher die Zeit gemessen hat zwischen dem Momente eines an einer Zehe des linken Fusses angebrachten Reizes und einer sofort willkürlich ausgeführten Bewegung der rechten Hand, ferner die zwischen Reizung eines Fingers der linken Hand und derselben willkürlich ausgeführten Bewegung der rechten Hand, die Geschwindigkeit der Rückenmarksleitung beim Menschen zu ca. 8 *m* per Secunde. Er hat die Differenz zwischen den Zeiten beider Versuche nach Abzug der Zeit für die Fortpflanzung des Reizes in der längeren sensiblen Bahn des Beines für die Leitung des sensiblen Innervationsvorganges im Rückenmark in Rechnung gebracht. In ähnlicher Weise hat er auch die motorische Leitungsschnelligkeit im Rückenmark bestimmt und es ergab sich eine auffallend geringere Fortpflanzungsgeschwindigkeit in den centralen Organen als in den peripheren Nerven. Auch an Fröschen hat Exner†) experimentirt und gefunden, dass die Fortpflanzung der Erregung im Mittelhirn und verlängerten Mark stärkere Verzögerung als im Rückenmark erleidet. Aehnliche Messungen sind

*) Siehe Luchsinger in Hermann's Handbuch. V, 1. S. 435.

**) F. Nawrocki, Ueber schweisserregende Gifte. Med. Cbl. 1879. Nr. 19.

***) Sigm. Exner, Ueber die persönliche Gleichung. Pflüger's Arch. VII. S. 632. 1873.

†) Sigm. Exner, Ueber Reflexzeit und Rückenmarksleitung. Pflüger's Arch. VIII. S. 532.

auch von anderen ausgeführt worden.*) Gad und Joseph**) fanden, dass die Erregungsleitung im Spinalganglion (Ganglion jugulare vagi der Katze) eine beträchtliche Verzögerung erleidet. Die Verzögerung der Leitung ist oft bei pathologischen Processen ausserordentlich stark.

Sowohl mit Hilfe der anatomischen Untersuchung als des Experimentes, in dem man entweder die Störungen der Functionen nach Durchschneidung einzelner Faserzüge oder die nach künstlicher Reizung verschiedener Abtheilungen auftretenden Erscheinungen oder die längere Zeit nach der Durchschneidung folgenden Atrophien beobachtet, sucht man in das Gewirre der nervösen Verbindungen der Centralorgane Klarheit zu bringen. Wir wollen hier nur die hervorragendsten auf diesem Wege festgestellten Thatsachen anführen. Der Verlauf der Nervenbahnen zwischen Netzhhut und Grosshirnrinde, wie er durch die der Exstirpation der Rinde einerseits und der Augen andererseits folgenden Degeneration aufgedeckt worden ist, haben wir S. 791 u. 805 ebenso wie die Verbindung zwischen Gehörorgan und Vierhügel auf S. 809ff. angegeben. Die Fasern des Riechnerven (*Ri* in Fig. 264) gehen nach ihrer theilweisen Kreuzung(welche von manchen geleugnet wird) direct in die Rinde über. Ueber den Verlauf der sensiblen Nerven im Gehirn weiss man nur, dass sie im Hirnschenkelfuss und in den die Gehirnganglien umgebenden weissen Fasermassen verlaufen. Die motorischen Bahnen finden sich, wie es schon längst bekannt war, in der Fasermasse der inneren Kapsel und im Fusse des Hirnstieles. Gliky***) hat durch das Gehirn von Kaninchen Frontalschnitte in verschiedenen Ebenen gelegt und durch Reizung der weissen Fasermassen, welche die innere Kapsel, den Stabkranz und den Fuss des Hirnstieles bilden, Gliedermuskel der entgegengesetzten Seite zur Contraction gebracht. Das Corpus striatum war durch dieselben Ströme nicht erregbar. Aus diesen Versuchen folgt, dass die motorischen Bahnen, welche electrisch erregt wurden, das Corpus striatum nicht durchsetzen. Auch Versuche mit Beobachtung von Lähmungen hatten dieselben Resultete. Veyssière hat bei Hunden die Theile, welche Gliky electrisch gereizt hatte, verletzt und mehr weniger deutliche Hämiplegie beobachtet, welche oft verschwindet. Die motorischen Bahnen kreuzen sich in ihrem Laufe nach der Peripherie; schon bei den Hirnnerven wird eine solche Kreuzung als sehr wahrscheinlich angenommen. Allerdings leugnet

*) Siehe Hermann's Handbuch. II, 2. S. 142; ferner W. H. Wilson, Note on the time relation of stimulation of the opticlobes of the frog. The journ. of physiol. XI. p. 504.

**) Gad und Joseph, Die Anatomie und Physiologie der Spinalganglien. Arch. f. Anat. und Physiol. 1887. S. 570.

Dieselben, Ueber die Beziehungen der Nervenfasern zu den Nervenzellen u. s. w., Arch. f. Anat. u. Physiol. 1889. S. 199.

***) W. Gliky, Ueber die Wege, auf denen die durch electrische Reizung etc. Eckhard's Beiträge. VII. S. 177. 1875.

Schroeder van der Kolk die Kreuzung des Trochlearis. Auch Exner sah bei der Reizung eines Trochleariskernes auf einer Seite keine entsprechende Bewegung auf dem Auge der anderen. Beim Facialis jedoch ist es festgestellt, dass Reizung des sogenannten Facialcentrums Zuckung der entsprechenden Muskel der anderen Seite erzeugt. Wenn Lähmungsursachen im Gehirn auf der einen Seite liegen, so zeigen sich die Lähmungserscheinungen auf der anderen Seite, z. B. am Facialis und Hypoglossus. Die Kreuzung der Rückenmarksnerven ist vollständig festgestellt, sowohl durch Experimente als durch Beobachtung bei pathologischen Processen. Die Folgen der Hirnreizungen oder der Hirnläsionen treten stets auf der entgegengesetzten Seite auf. Gliky (l. c.) hat alle Commissurentheile des Grosshirns bis zum hinteren Vierhügelpaar in der Mittellinie des Gehirnes getrennt, und stets sah er noch bei Reizung der Grosshirnhemisphären gekreuzte Wirkungen. Balighian*) fand bei seinen Experimenten, dass die für die Extremitäten bestimmten Innervationswege sich im verlängerten Marke kreuzen, von der Brücke angefangen, durch das ganze verlängerte Mark hindurch bis zur Höhe des Atlas. Den Ort der Kreuzung selbst werden wir später noch genauer erwähnen. Türck**) hat zuerst beim Menschen auf die secundären absteigenden Degenerationen aufmerksam gemacht. Er fand, dass, wenn infolge der Entstehung von Krankheitsherden im Gehirn und Rückenmark die Leitung in den Nervenwegen längere Zeit unterblieb, sich in diesen Körnchen in bedeutender Zahl entwickeln, so dass man diese Nervenwege leicht erkennen kann. Es ist seitdem diese Thatsache sehr häufig benutzt worden, um die Faserzüge zu verfolgen. Durch diese Methode hat er den Verlauf seiner sogenannten Pyramidenstrangbahnen festgestellt, welche vom Grosshirnschenkel nach abwärts auf derselben Seite zur Brücke, in die gleichnamige Pyramide und in der decussatio pyramidum (Pyramidenkreuzung) des verlängerten Markes auf die andere Seite in die hintere Hälfte des Seitenstranges zieht. Er selbst betrachtet sie als centrifugale Leitungsbahnen. Ferner hat er den Verlauf einer zweiten, seiner sogenannten Hülsen-Vorderstrangbahn festgestellt. Dieselbe geht gleichfalls vom Grosshirnschenkel aus in die gleichnamige Brückenhälfte, erleidet keine Kreuzung im verlängerten Marke und setzt sich auf die innere Seite des gleichseitigen vorderen Rückenmarksstranges fort. Erst im Rückenmark tritt sie durch die vordere Commissur auf die andere Seite, und da bei Hämiplegie Türck sowohl in den Pyramidenstrangbahnen als auch in den Hülsen-Vorderstrangbahnen Körnchenzellen fand, so schloss er, dass beide zur Fortpflanzung motorischer Impulse dienen. Türck selbst giebt schon an, dass er die

*) J. Balighian, Beiträge zur Lehre von der Kreuzung der motorischen Innervationswege im Cerebrolspinalsystem. Eckhard's Beiträge. VIII. S. 193.

**) L. Türck, Ueber secundäre Erkrankung einzelner Rückenmarksstränge. Sitzungsber. d. Wien. Acad. Math. natur. Cl. VI. S. 288. 1851. XI. S. 93. 1853.

Degeneration in den das Corpus striatum auch nach aussen umgebende Markmassen und im medialen Theil des Fusses des Hirnschenkels fand, wenn der Krankheitsherd seinen Sitz im Marklager der Grosshirnhemisphären hatte, und dass das Corpus striatum dabei frei war. Die Funde Türck's beziehen sich ausschliesslich auf den Menschen; wir sehen, dass die motorischen Bahnen in zwei Abtheilungen nach dem Rückenmark ziehen, und nach seinen Untersuchungen erleidet die eine Abtheilung in den Pyramiden eine Kreuzung und die andere nicht. Möglicherweise kreuzen sich bei Thieren alle Fasern*). Nun müssen wir darauf hinweisen, dass nach Exstirpation des motorischen Rindengebietes, wie wir S. 790 gesehen haben, ebenfalls solche Degenerationen gesehen worden sind, die augenscheinlich sich mit jenen, die Türck gesehen hat, decken. Hervorzuheben ist, dass diese motorischen Bahnen die ganzen Ganglien des Hirnschenkelfusses, den Linsenkern und den Streifenhügel umgehen.

Im Rückenmark enthalten die Vorderstränge willkürliche motorische Bahnen. Van Deen**), Schiff***) und Andere durchschnitten das ganze Rückenmark bis auf die Vorderstränge bei Fröschen. Sie sahen dann in dem abwärts vom Schnitte gelegenen Theil noch willkürliche motorische Bewegungen entstehen. Volkmann†) hat auch durch Reizung des verlängerten Markes, wenn alle Theile des Rückenmarkes bis auf die Vorderstränge durchschnitten waren, Bewegungen erhalten. Longet††) und Kürschner†††) beobachteten sowohl bei mechanischer als bei electrischer Reizung der caudalen Schnittfläche der Vorderstränge Bewegungen. Steffahny*†) hatte den Erfolg der Rindenreizung nach partiellen Rückenmarksdurchschneidungen beobachtet. Er fand, dass die motorischen Bahnen für die gekreuzten und gleichseitigen Erregungen im Halsmark zusammen liegen. Ganz oben im Halsmarke liegen sie in den vorderen Strängen, in der längeren unteren Strecke des Halsmarkes im Seitenstrang. Den Vordersträngen wird auch Empfindlichkeit zugeschrieben. Türck sah z. B. Schmerzäusserung bei Durchschneidungen der Vorderstränge; auch Brown-

*) Hermann's Handbuch. II, 2 S. 179.

**) Van Deen, Traités et découvertes sur la physiologie de la moëlle épinière. p. 69. Leyde 1841.

***) M. Schiff, Lehrbuch der Physiologie des Menschen. I. S. 280. 1858/59.

†) Volkmann, Artikel Nervenphysiologie in Wagner's Handwörterbuch der Physiologie. S. 522.

††) Longet, Anatomie et physiologie du système nerveux. I. p. 274. Paris 1842.

†††) Kürschner, In der Uebersetzung von M. Hall's Abhandl. üb. d. Nervensystem. S. 197. Marburg 1840.

*†) E. Steffahny, Zur Untersuchungsmethode über die Topographie der motorischen Innervationswege im Rückenmark der Säugethiere, mit besonderer Rücksicht auf das Halsmark des Kaninchens. Eckhard's Beiträge zur Anat. und Physiol. XII. S. 41.

Séquard*) fand die Vorderstränge empfindlich. Osawa**) hat bei Hunden, bei welchen die Durchschneidungen in der unteren Brust- und oberen Lendengegend ausgeführt worden sind, das operirte Thier nicht sogleich, sondern erst nach einigen Tagen oder Wochen funtionell untersucht; nach diesen Durchschneidungen stellte sich nie die Leitung der durchtrennten Theile wieder ein. Er fand bei Durchschneidungen des ganzen Markes mit Ausnahme der Vorder- und Hinterstränge, dass die Motilität völlig erhalten blieb, die Sensibilität jedoch vollständig verschwunden war, woraus er schliesst, dass die Vorderstränge wenig oder gar keine sensiblen Fasern enthalten. Kusmin***) fand nach Durchschneidung der Hinter- und Vorderstränge allein unbedeutende Storungen der Sensibilität und Motilität. Die Hinterstränge sind sensibel; wenn das Rückenmark bis auf die Hinterstränge durchschnitten wird, so bleibt Sensibilität erhalten. Es ist jedoch zu bemerken, dass nicht alle sensiblen Fasern in ihnen verlaufen. Osawa (l. c.) fand bei seinen Experimenten, dass, wenn nur die Hinterstränge erhalten waren, Bewegung und Empfindung verloren waren. Wenn nur die Hinterstrange durchschnitten waren, so war die Motilität und Sensibilität ebenso wie das Tastvermögen vollständig erhalten; es war keine Hyperästhesie und keine Hyperkinesie zugegen (die Thiere wurden, wie wir erwähnt haben, erst mehrere Tage nach der Operation untersucht). Kusmin (l. c.) jedoch, welcher aseptisch operirt hatte, hat gefunden, dass die Hinterstränge sensible Fasern enthalten. Die Seitenstränge enthalten sensible und motorische Fasern. Wenn Woroschiloff†) am letzten Brustwirbel das Rückenmark so durchschnitt, dass die Seitenstränge allein erhalten waren, so war die Sensibilität und Motilität nahezu vollständig erhalten. Man kann ein Stück des Seitenstranges ausschneiden, ohne dass die sensible oder motorische Leitung zum Hinterbein leidet. Bei halbseitiger Durchschneidung des Rückenmarkes fand Weiss††) unmittelbar nach der Operation beide Beine sensibel und motorisch gelähmt. Nach 1 bis 2 Tagen war nur mehr das gleichseitige Bein motorisch gelähmt, die Sensibilität war beiderseits etwas herabgesetzt, jedoch war keine Hyperästhesie vorhanden; nach 1 bis 3 Wochen kehrte auch die Motilität des gelähmten Beines zurück. Alle diese Erscheinungen treten ein, wenn überhaupt nur ein Vorder- und Seitenstrang erhalten ist. Es führen also die Stränge gemischte

*) Brown-Séquard, Exposé critique etc. Journ. d. l. physiol. I. p. 179.

**) K. Osawa, Untersuchungen über die Leitungsbahnen im Rückenmark des Hundes. 1882. Strassburg, Schultz & Co.

***) W. Kusmin, Experimentelle Untersuchungen über die Leitungsbahnen im Rückenmark des Hundes. Wien. med. Jahrb. 1882. S. 355.

†) Woroschiloff, Der Verlauf der motorischen und sensiblen Bahnen durch das Lendenmark des Kaninchens. Bericht d. sächs. Ges. d. Wiss. Math.-physik. XXVI. S. 248.

††) Weiss, Untersuchungen über die Leitungsbahnen im Rückenmark des Hundes. Sitzungsber. d. Wien. Acad. LXXX. 3. Abth. S. 340.

Fasern für beide Seiten und können die Functionen der anderen Seite übernehmen. Wenn die Seitenstränge auf beiden Seiten durchschnitten werden, mit Schonung der grauen Substanz, so ist eine vollständige und bleibende, sensible und motorische Lähmung die Folge, wie dies auch schon Woroschiloff bei Kaninchen gesehen hatte. Nach Ott*) verlaufen im Halsmark des Kaninchens die motorischen und sensiblen Bahnen nur in den Seitensträngen, wie es Woroschiloff für das Lendenmark angiebt. Wenn Osawa (l. c.), der, wie wir angeführt haben, erst einige Tage oder Wochen nach der Durchschneidung untersuchte, nur eine Markhälfte bei Hunden durchschnitt, so sah er keinen Einfluss dieser Durchschneidung auf Bewegung und Empfindung der Hinterbeine, woraus er schliesst, dass jede Markhälfte motorische und sensible Bahnen für beide Körperhälften führt. Wird ein halber Schnitt auf der einen und ein etwas tieferer auf der anderen Seite gemacht, so ist weder Motilität noch Sensibilität dauernd aufgehoben; es müssen daher beiderlei Gattungen von Fasern geschlängelt (bald rechts, bald links) verlaufen. Brachte er drei wechselständige Halbschnitte an, so blieb die Bewegung stark gestört; Sensibilität war nicht mehr nachweisbar. Wenn die vordere und hintere Markhälfte durch zwei Schnitte in verschiedenen Höhen durchtrennt war, so erschien die Motilität nicht aufgehoben; die Sensibilität scheint jedoch nach einem hinteren Halbschnitte zu erloschen. Es müssen motorische Bahnen angenommen werden, welche geschlängelt, abwechselnd vorn und hinten verlaufen. Wird alles, bis auf einen Seitenstrang und der äussersten Portion des gleichseitigen Hinterstranges durchschnitten, so kehrt die Motilität der hinteren Extremitäten ziemlich vollständig zurück, die Sensibilität ist besonders auf der ganzen Seite der Durchschneidung sehr beeinträchtigt. Wenn beide Seitenstränge und ein Theil der grauen Hörner durchschnitten sind, so ist die Motilität völlig erhalten, die Sensibilität vermindert. Es liegen also die motorischen und sensiblen Fasern nicht ausschliesslich in den Seitensträngen. Wenn alles, mit Ausnahme der beiden Seitenstränge, durchschnitten ist, so ist keine Verminderung der Sensibilität und Motilität zu constatiren, woraus folgt, dass die Leitung auch ohne graue Substanz vor sich geht. Diese Resultate sind von anderen Untersuchern schon früher erhalten worden, jedoch haben diese Untersuchungen Osawa's deshalb einen besonderen Werth, weil die von ihm constatirten Veränderungen nicht unmittelbar nach der Operation, sondern erst längere Zeit nach derselben beobachtet worden sind. Eigenbrodt, v. Bezold haben beim Frosche zahlreiche, exact durchgeführte, halbseitige Durchschneidungen des Rückenmarks ausgeführt. Sie fanden, dass hohe Durchschneidungen am unteren Ende des Calamus scriptorius keinen wesentlichen Einfluss

*) Ott, Contributions to the physiology and pathology of the nervous system. Parts II. 1880 und The dilatation of the pupil as an index of the path of the sensory impulses in the spinal cord. Journ. of physiol. II. S. 443.

auf die willkürlichen Bewegungen des Thieres ausüben. Rücken die Schnitte den Wurzeln der Nerven für ein Glied immer näher und näher, so werden die willkürlichen Bewegungen der Extremitäten immer mehr gestört, während die willkürlichen Bewegungen der übrigen Glieder keine wesentliche Einbusse erleiden. Volkmann beobachtete vorzugsweise eine Lähmung, welche auf der Seite des Schnittes entsteht. Aus diesen Versuchen folgt, dass für die Musculatur eines jeden Gliedes beim Frosche die Leitungsbahnen sowohl in der gleichseitigen als in der gegenüber liegenden Markhälfte verlaufen müssen. In den Seitensträngen verlaufen nach den Angaben Wood-Fields*) die Schweissfasern. Kusmin (l. c.) schliesst aus von ihm angestellten Versuchen, dass die graue Substanz des Rückenmarkes keine Leitungsfähigkeit besitzt. Es ist hier der passende Ort, Erscheinungen zu erwähnen, die unmittelbar nach der Verletzung des Rückenmarkes auftreten. Nach solchen hat zuerst Fodera**) eine Steigerung der Fühlreaction beobachtet; dieselbe ist auch vielfach seither bei pathologischen Processen beobachtet und ausführlich beschrieben worden. Aber es tritt häufig nicht nur eine Steigerung, sondern auch unter Umständen eine Abnahme der Gefühlserscheinungen auf. Es würde uns zu weit führen, diese Erscheinungen der Hyperästhesie, Hyperkinesie und Anästhesie eingehend zu verfolgen; sie treten kurze Zeit nach dem Schnitte auf, erreichen in einigen Stunden den Höhepunkt und nehmen hierauf wieder ab.

Die auf experimentellem Wege gewonnenen Thatsachen werden durch die mittelst histologischer Forschung gewonnenen anatomischen Thatsachen ergänzt; um eine Uebersicht des Zusammenhanges der einzelnen Theile des Centralnervensystemes zu gewinnen, so weit derselbe bis jetzt thatsächlich festgestellt oder wenigstens mittelst hypothetischer Annahmen wahrscheinlich gemacht ist, wollen wir denselben an einem in Fig. 264 dargestellten Schema erläutern. Demselben dient ein ähnliches von S. Exner***) nach Meynert's†) Darstellung entworfenes Schema als Vorbild. Es sind noch die Kleinhirnbahnen und die Varolsbrücke mit dem verlängerten Marke eingetragen, ferner der Verlauf der Verbindungsbahnen der Schnecke mit den Vierhügeln im Allgemeinen nach Beschreibungen Monakow's, Baginsky's und Flechsig's angegeben. Durch die beiden breiten Bögen (*RR*) ist die Grosshirnrinde versinnlicht; mit derselben sind in ihrem vordersten Theile die beiden Ganglien: Linsenkern (*Li*) und Streifenhügel (*S*) durch die Stabkranzfasern verbunden, welche dicht aneinander liegen, in dem Schema aber durch einzelne Bündel angedeutet sind. Die aus diesen beiden Ganglien heraustretenden Faserzüge einigen sich zum Fuss (*F*) des Hirnschenkels; es ist zu bemerken, dass viel weniger Fasern im Fusse des Hirnschenkels enthalten sind, als durch den Stabkranz in den Linsenkern und den Streifen-

*) B. Wood-Field, Contributions to the physiologie of the spinal cord and adjacent parts. Journ. of nervous and mential disease. VIII.

**) Fodera, Recherches expériment. sur le système nerv. Magendie's Journ. de physiol. III p. 191, 200. 1823.

***) Siehe Hermann's Handbuch. II, 2. S. 303.

†) Vergleiche hierüber Meynert's Abhandlung in Stricker's Handbuch der Lehre von den Geweben. S. 695. Leipzig 1871.

hügel eingestrahlt sind, so dass in diesen Ganglien nicht nur eine Unterbrechung der Leitungen, sondern auch eine bedeutende Reduction der Zahl der Fasern stattgefunden hat. Im Hirnschenkelfuss verlaufen die Fasern bis zur Varolsbrücke (*Br*); in dieser theilen sie sich in zwei Theile; der eine verbindet sich mit den zahlreichen Ganglienzellen der Brücke und geht von diesen durch die Brückenarme (*BrA*) zur Rinde des Kleinhirns, der zweite Theil verlässt die Brücke als Pyramidenstrang (*P*) des ver-

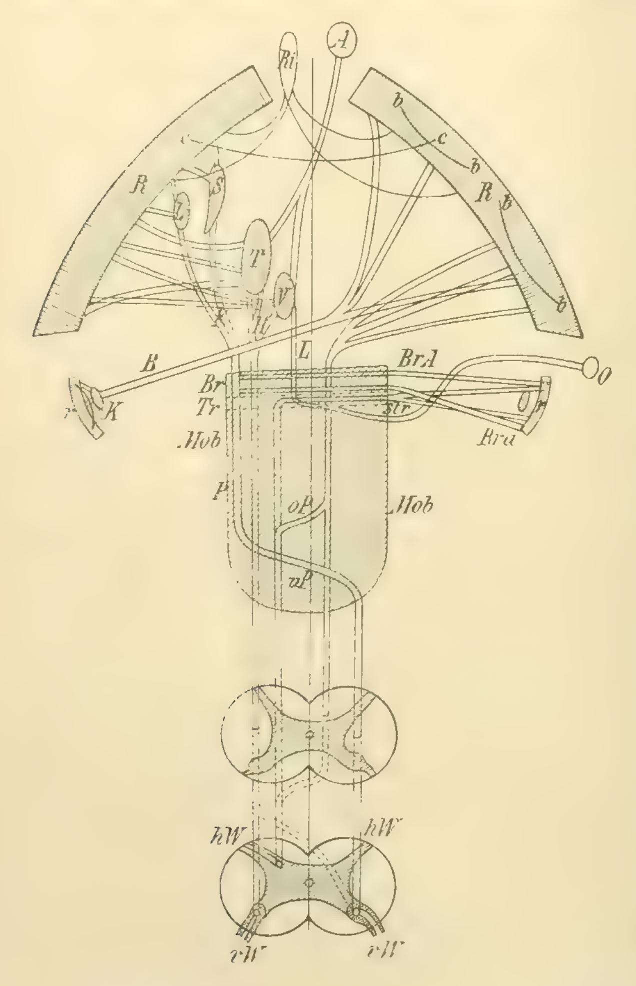


Fig. 264. Schema des Faserverlaufs im Gehirn und Rückenmark.

längerten Markes, welcher eine bedeutend kleinere Faserzahl besitzt als der Fuss des Hirnschenkels. Die Pyramidenfasern treten nach der Ansicht der Einen in der unteren (motorischen) Pyramidenkreuzung (*uP*) vollständig, nach der der Anderen nur zum Theile in dieser, zum Theile im weiteren Verlaufe im Rückenmark auf die andere Seite in dessen Seitenstränge und durch diese in die graue Substanz des Vorderhornes ein. Aus diesem treten die motorischen Nerven in den vorderen, motorischen Wurzeln

(*v W*) zur Körpermusculatur; da weniger Fasern durch das verlängerte Mark in das Rückenmark eintreten, als durch die Wurzeln dasselbe verlassen, so muss in der grauen Substanz desselben eine Vermehrung der Zahl der Fasern stattfinden. Die eben beschriebene Leitungsbahn, Grosshirnrinde, Linsenkern und Streifenhügel, Hirnschenkelfuss, Brücke, Pyramidenstränge, Pyramidenkreuzung, Seitenstränge, Vorderhorn, vordere Wurzel des Rückenmarkes ist die willkürliche, motorische Bahn; im Streifenhügel und Linsenkern findet eine Unterbrechung und Reduction der Nervenfasern, im Vorderhorn des Rückenmarkes eine Unterbrechung und Vermehrung derselben statt. Ein Theil der im Hirnschenkelfuss verlaufenden Fasern verlässt diese Bahn in der Brücke und geht, nachdem sie mit den daselbst befindlichen Ganglienzellen in Verbindung getreten sind, in dem Brückenarme zur Rinde der gegenüberliegenden Kleinhirnhemisphäre.

In ihrem rückwärtigen Theile ist die Grosshirnrinde mit den Ganglien Sehhügel (*T*) und Vierhügel (*V*) durch Stabkranzfasern verbunden. Die aus diesen beiden Ganglien kommenden Fasern sammeln sich in der Haube (*H*) des Hirnschenkels, durchsetzen die Brücke (*Br*), betheiligen sich nicht an der Pyramidenkreuzung, treten aber wahrscheinlich weiter unten im Rückenmarke auf die Gegenseite, gehen in die graue Substanz des Rückenmarkes über und verlassen dasselbe durch die vorderen Wurzeln. Diese Leitungsbahn der Haube des Hirnschenkels stellt nach Meynert die Bahn für die unwillkürlichen Bewegungen dar. Auch in dieser Bahn findet im Sehhügel und Vierhügel Unterbrechung und Verminderung der Fasern statt.

Die eben beschriebenen Bahnen, die willkürliche motorische Bahn des Hirnschenkelfusses und die unwillkürliche motorische Bahn der Hirnschenkelhaube, sind centrifugale motorische Bahnen, die schliesslich durch die vorderen Rückenmarkswurzeln zur Peripherie leiten. Die durch die hinteren Wurzeln (*h W*) in das Grau des Hinterhornes des Rückenmarkes eintretenden sensiblen Bahnen zerfallen in zwei Arten, von welchen die eine zum Theile schon in den unteren Theilen des Rückenmarkes, zum Theile aber in der oberen Pyramidenkreuzung (*o P*) des verlängerten Markes auf die andere Seite tritt, die Brücke durchsetzt und als äusserster Theil des Hirnschenkelfusses, ohne mit einem Ganglion des Grosshirns in Verbindung zu treten, direct in die Rinde des Schläfe- und Hinterhauptlappens einstrahlt; die andere Abtheilung der Empfindungsbahnen verläuft auf derselben Seite bis zum corpus trapezoides (*Tr*), welches dicht hinter der Brücke liegt, tritt in diesem auf die andere Seite und verläuft im strickförmigen Körper (*Str*) des Kleinhirnschenkels direct zur Rinde des Kleinhirns. Sowie die Rückenmarksnerven, verhalten sich auch die sogenannten Gehirnnerven; diese treten mit dem Höhlengrau des Grosshirns und des verlängerten Markes so in Verbindung wie die Rückenmarksnerven mit dem Grau des Rückenmarks.

Durch die bis jetzt beschriebenen Nervenbahnen ist das Gehirn mit der Peripherie verknüpft; es sind aber auch die einzelnen Theile des Gehirnes untereinander verbunden. So verbinden die Bogenfasern (*bb*) die Rindengebiete untereinander; die rechte und die linke Hemisphäre sind durch die Commissurenfasern (*cc*) und endlich die Grosshirnrinde durch den Bindearm (*B*) mit dem gezackten Kerne (*K*) des Kleinhirns verbunden, so dass Erregungen auch innerhalb des Centralorganes von einer Stelle auf die andere übertragen werden können. Dieses Schema entspricht nicht mehr aller bis jetzt bekannten Thatsachen. Flechsig*) hat auf die wichtige That-

*) P. Flechsig, Die Leitungsbahnen im Gehirn und Rückenmark. Leipzig 1876.
Derselbe, Weitere Beobachtungen über den Faserverlauf innerhalb der nervösen Centralorgane. Cbl. f. d. med. Wiss. 1877. S. 35.
Derselbe, Ueber Systemerkrankungen. Archiv der Heilkunde. 1877.

sache aufmerksam gemacht, dass die verschiedenen Systeme der Leitungsbahnen des Centralnervensystems sich zu verschiedenen Zeiten, die oft beträchtlich bei unmittelbar neben einander liegenden Systemen differiren, mit Markscheiden umgeben, und dass man diese Thatsache benutzen kann, um den Verlauf dieser Systeme mit Sicherheit festzustellen. Schon makroskopisch unterscheiden sich die mit Markscheiden versehenen Faserzüge durch ihre milchweisse Farbe von den umgebenden grau-röthlichen Fasermassen. Die Markscheidenbildung beginnt beim Menschen, und bei diesem hat Flechsig ausschliesslich seine Untersuchungen ausgeführt, in der Mitte des Foetallebens, und erst im fünften Monat nach der Geburt ist sie vollendet, so dass erst um diese Zeit die bleibende Vertheilung der grauen und weissen Substanz vollendet ist. Mit Hilfe dieser Methode hat Flechsig zunächst das System der Pyramidenbahnen, welche Türck's Pyramidenstrangbahn und Hülsen-Vorderstrangbahn umfasst, (s. S. 833) verfolgt. Vor der Brücke erhalten die Pyramidenbahnen zuerst vor allen Faserzügen ihre Markscheiden und können daher leicht verfolgt werden. Jede Pyramide der Medulla oblongata setzt sich, ohne dass die Bahn durch Ganglienzellen unterbrochen wird,

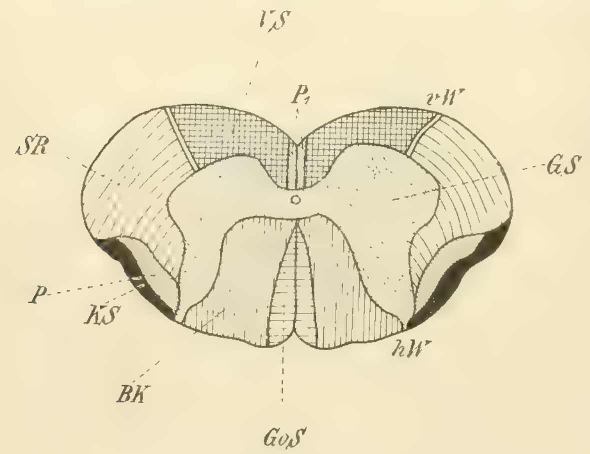


Fig. 265. Schema der Anordnung der von Flechsig angegebenen Faserzüge im untersten Cervicalmark.

Vorderstrang: P_1 ungekr. Pyramidenbahnen. Seitenstrang: *VS* Vorderstrang-Grundbündel, *SR* Seitenstrang-Reste, *KS* Kleinhirn-Seitenstrangbahnen, *P* gekr. Pyramidenbahnen. Hinterstrang: *BK* Burdach'sche Keilstränge, *GoS* Goll'sche Stränge.

GS Graue Substanz, *vW* vordere Wurzel, *hW* hintere Wurzel.

durch die Brücke, den Grosshirnschenkelfuss und die innere Kapsel in das Centrum semiovale der gleichnamigen Grosshirnhemisphäre fort, und es ziehen die Bahnen vornehmlich in das Gebiet, welches der Centralwindung entspricht; es bilden die Fortsetzungen der Pyramidenfasern im Hirnschenkelfuss und in der inneren Kapsel einen vollständig compacten Strang; dieser besitzt in der capsula interna einen elliptischen Querschnitt; er verläuft zwischen Linsenkern und Sehhügel entsprechend dem mittleren Drittel des letzteren. Die Pyramidenfasern stehen weder mit dem Linsenkerne noch mit dem Nucleus caudatus in Beziehung, so dass also die Ganglien des Hirnschenkelfusses nicht zu den Pyramiden in Beziehung treten. Hinter der Brücke erhalten die Pyramidenbahnen zuletzt die Markscheide und können deshalb ebenfalls leicht verfolgt werden. Ein Theil derselben kreuzt sich in der Decussatio pyramidum,

ein anderer Theil bleibt jedoch auf derselben Seite, und es ist hervorzuheben, dass das Verhältniss der sich kreuzenden zu den ungekreuzt bleibenden Fasern individuell hochgradig variabel ist. Die Pyramidenbahnen haben die Wahl, bis zum Eintritt in die graue Substanz des Rückenmarkes entweder im gleichnamigen Vorderstrang, an der Innenfläche derselben, oder im entgegengesetzten Seitenstrang, in der hinteren Hälfte desselben, zu verlaufen. Jedoch ist zu bemerken, dass die Querschnittssumme der ungekreuzt bleibenden Fasern der linken Seite und der durch Kreuzung auf die rechte Seite getretenen Fasern gleich ist der Summe der ungekreuzt gebliebenen rechten Fasern und der durch Kreuzung auf die linke Seite getretenen Fasern. Die Eigenthümlichkeit, dass ein Theil der Pyramidenbahnen ungekreuzt verlauft, scheint nur dem Menschen eigenthümlich zu sein; bei den Thieren kann möglicherweise eine vollständige Kreuzung stattfinden.*) Der ungekreuzte Theil (*P* in Fig. 266 und P_1 in

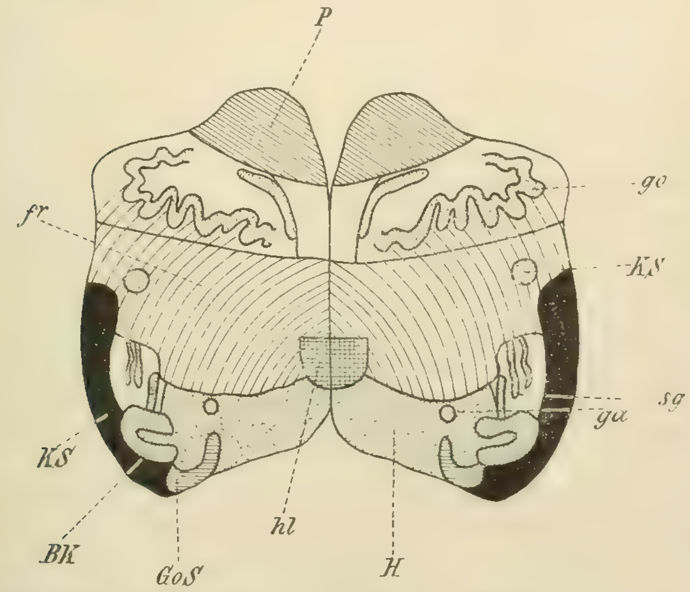


Fig. 266. Schema der Anordnung der von Flechsig angegebenen Faserzüge in der Medulla oblongata.

P Pyramidenbahnen, *hl* hintere Längsbündel, *fr* formatio reticularis, *KS* Kleinhirn-Seitenstrangbahnen, *BK* Burdach'sche Keilstränge, *GoS* zarte Stränge. *H* grauer Boden der Rautengrube, *ga* aufsteigende Wurzel d. seitl. gem. Syst., *sg* subst. gel. Rol., *KS* Seitenstrangkern, *go* grosse Oliven.

Fig. 265) der Pyramidenbahn verläuft an der Innenfläche des gleichseitigen Vorderstranges des Rückenmarkes. Der gekreuzte Theil (*P* in Fig. 266 und Fig. 265) der Pyramidenbahn verläuft in der hinteren Hälfte des entgegengesetzten Seitenstranges. Der gesammte Querschnitt der Pyramidenbahnen nimmt mehr und mehr ab, je weiter sie in das Rückenmark absteigen; dass lässt darauf schliessen, dass die Pyramidenbahnen in das Rückenmarkgrau eintreten und um so weniger Fasern zurückbleiben, je mehr von ihnen schon in das Rückenmarksgrau eingetreten sind, so dass die Pyramiden-

*) Siehe Eckhard, in Hermann's Handbuch. II, 2. S. 176.

bahnen die directe Verbindung zwischen Hirnrinde und Rückenmarksgrau darstellen. Ferner hat Flechsig die Kleinhirnseitenstrangbahnen verfolgt. Dieselben kommen von der Rinde des kleinen Gehirnes durch die strickförmigen Körper (Corpora restiformia), kreuzen sich nicht und bleiben daher auf derselben Seite, und zwar verlaufen dieselben im Seitenstrang aussen und vor den Pyramidenbahnen (*KS* in Figg. 265 und 266). Sie besitzen einen compacten Theil; ausserdem sind um denselben noch einzelne Bündel in die umliegenden Systeme verstreut; auch der Querschnitt dieser Bündel nimmt ab, je weiter dieselben im Rückenmark nach abwärts ziehen. Es sind die Clarke'schen Säulen, in welche diese Fasern eintreten, auch sie geben immer mehr und mehr Fasern an das Rückenmarksgrau ab, und daher vermindert sich immer mehr und mehr der Querschnitt der ganzen Bahn; sie sind die directen Verbindungsbahnen zwischen Kleinhirn und Rückenmarksgrau. Die dritte Bahn, welche Flechsig verfolgt hat, ist die der Goll'schen Stränge (*GoS* in Figg. 265 und 266). Diese gehören dem Hinterstrang des Rückenmarkes an; sie liegen an der innersten Seite desselben und begrenzen die fissura mediana posterior (Clavae). Sie sind verfolgt zwischen den zarten Strängen der Medulla bis in die Lendenanschwellung. Der Querschnitt derselben nimmt im Rückenmark von oben nach unten ab. Ihre Fasern gehen in die Clarke'schen Säulen und in die hinteren Commissuren der grauen Substanz, nach oben gehen sie in die Kerne der zarten Stränge der Medulla oblongata über. Den Rest der Vorderstränge, nach Abzug der ungekreuzten Pyramidenbahnen, bezeichnet Flechsig als Grundbündel der Vorderstränge (*VS* in Fig. 265, *hl* in Fig. 266), den Rest der Seitenstränge nach Abzug der gekreuzten Pyramidenbahnen und der Kleinhirnseitenstrangbahnen bezeichnet er als vordere gemischte Seitenstrangzone (*SR* in Fig. 265 und *fr* in Fig. 266) und den Rest des Hinterstranges nach Abzug der Goll'schen Stränge bezeichnet er als Grundbündel der Hinterstränge (*BK* in Figg. 265 und 266). Diese drei Bündel zeichnen sich zusammen dadurch aus, dass sie in ihrem Querscheitte in verschiedenen Höhen je nach der Menge der eintretenden Nervenwurzeln entsprechende Schwankungen zeigen; treten viele Nerven ein, so ist ihr Querschnitt ein grösserer als an Stellen, wo weniger Nerven eintreten. Es folgt aus dieser Thatsache, dass die Fasern derselben nur vorübergehend in kürzerer oder längerer Strecke innerhalb derselben verlaufen und sie wieder verlassen, nach oben (dem Gehirn zugewendet) treten diese Fasern in die graue Substanz des Rückenmarkes ein und enden in derselben; andererseits ist die Verbindung der grauen Substanz des Rückenmarkes mit der Peripherie nachgewiesen (s. S. 766). Endlich verknüpfen diese Fasern zum Theile auch verschiedene Höhen des Rückenmarksgrau unter einander selbst. Die Grundbündel der Vorderstränge gehen in die hinteren Längsbündel der Medulla oblongata (*hl* in Fig. 266), die vorderen gemischten Seitenstrangzonen gehen in die mehr nach vorne in den hinteren und äusseren Umgebung der Olive gelegenen Abschnitte der formatio reticularis des verlängerten Markes, vielleicht geht ein Theil in die Olive selbst über; ein Theil der vorderen Wurzeln geht direct in diese Bahnen über. Die Grundbündel der Hinterstränge setzen sich in die Keilstränge der Medulla oblongata fort und enden in dem Kern dieser Stränge. Die hinteren Wurzeln treten direct in diese Bündel ein. Durch diese Angaben Flechsig's wird das früher angeführte Schema für den Faserverlauf modificirt. Die Pyramidenbahnen haben zunächst einen ganz anderen Verlauf; sie verlaufen nicht wie im Schema durch die Ganglien eines Hirnschenkelfusses, sondern sie ziehen direct, wie wir vorhin erwähnt haben, von der Grosshirnrinde zum Rückenmarksgrau. Es stimmt dieser Verlauf vollständig mit dem seiner Zeit schon von Türck eruirten Verlauf seiner Pyramidenbahnen (s. S. 833). Gliky (S. 789) hat ebenfalls gezeigt, dass die von dem motorischen Rindengebiet ausgehenden Fasern

die Ganglien des Grosshirnschenkelfusses umgehen. Ferner hat man auch durch die der Exstirpation der motorischen Rindencentren folgenden Degenerationen dieselben Wege erhalten, so dass aus sammtlichen diesen Thatsachen gefolgert werden muss, dass höchst wahrscheinlich die Pyramidenfasern die Verbindungsbahnen der motorischen Rindencentren mit dem Rückenmarksgrau darstellen. Unter anderen trat auch Flechsig gegen Meynert's Voraussetzung auf, welche auch im Schema berücksichtigt worden ist, dass die Hinterstränge mit dem Hinterhauptslappen durch die obere Pyramidenkreuzung, die äusseren Bündel der Pyramiden und des Pes pedunculi verbunden sind, weil die obere Pyramidenkreuzung mit den Pyramiden der Oblongata nichts zu schaffen hat. Wenn aus den Hintersträngen Fasern in die Pyramiden der Oblongata eingehen, so können dieselben nicht auf dem Weg der oberen Pyramidenkreuzung, sondern auf einem anderen in die Medulla gelangen. Es ist ferner hervorzuheben, dass schon Türck im Rückenmark durch seine aufsteigende secundäre Degeneration nach Rückenmarksleiden Bahnen im Rückenmark bis in die Keulenstränge und in die Corpora restiformia verfolgen konnte, aber auch nicht weiter.

Spinalganglien.

Nach den an den Spinalganglien des Petromyzon ausgeführten Untersuchungen kommt Freud (l. c.) zu dem Schlusse, dass die Spinalganglien mit dem Hinterhorne zusammen dem Vorderhorne entsprechen. Zwei Drittel der Nervenfasern ziehen nur durch die Spinalganglien durch; sie stammen, wie Freud*) gezeigt hat, aus den Ganglienzellen des Rückenmarkes, was schon im Jahre 1863 Kutschin vor Freud beim Petromyzon beobachtet hat; nur ein Drittel der Fasern stammt aus den Ganglienzellen selbst. Gad**) und Joseph***) fanden bei ihren Untersuchungen des einem Spinalganglion homologen Ganglion jugulare inferius (Plexus nodosus und ganglioformis vagi) des Nervus vagus, dass die functionelle Erregungswelle der centripetalen Nervenfasern die Nervenzellen der Spinalganglien durchsetzt. Sie haben ferner in einer Reihe von Versuchen die Verbindung zwischen Gehirn und Ganglion und in einer anderen Reihe den Vagus peripher vom Ganglion durchschnitten und nach 21 bis 58 Tagen experimentell und histologisch die Ganglien u. s. w. untersucht. Sie stellten fest, dass die Nervenzellen einen trophischen Einfluss auf die mit ihnen verbundenen Nervenfasern ausüben.

Anderweitige Einflüsse des Centralnervensystems. Hermann und seine Schüler haben gegenüber gegentheiligen Behauptungen gezeigt, dass das Centralnervensystem einen beschleunigenden Einfluss auf den Eintritt der Todtenstarre ausübt. Sie zeigten, dass bei Thieren,

*) Sigm. Freud, Ueber Spinalganglien und Rückenmark des Petromyzon. Sitzber. d. Wiener Acad. II. Abth. LXXVIII. Juli 1878.

**) Gad und Joseph, Die Anatomie und Physiologie der Spinalganglien. Arch. f. Anat. und Physiol. 1887, S. 570; 1889, S. 199.

***) M. Joseph, Zur Physiologie der Spinalganglien. Arch. f. Anat. u. Physiol. 1887. S. 296.

denen die Nerven einer hinteren Extremität durchschnitten waren, die Todtenstarre in der mit dem Centralnervensystem in Verbindung stehenden Extremität früher eintrat als in der anderen.*). Brown-Séquard**), giebt an, dass nach Zerquetschung des Meerschweinchengehirns (durch einen Schlag mit einem schweren Hammer auf den Kopf) die Fäulniss später, mehrere Tage nach Lösung der Muskelstarre eintrete.

C. Sympathicus.

Die Beziehungen des Sympathicus zur Innervation der Augen, der Gefässe, des Herzens, des Darmes, der Nieren, der Drüsen sind in den entsprechenden Abtheilungen dieses Handbuches angeführt. Hier soll nur der Plexus coeliacus und mesentericus berücksichtigt werden. Von vielen Untersuchern sind nach Exstirpation desselben sehr eingreifende Störungen beobachtet worden. Wenigen nur gelang es, die Thiere nach der Exstirpation am Leben zu erhalten. Lamansky***), gelang es einmal, einen Hund, welchem sämmtliche Ganglien des Plexus coeliacus exstirpirt worden waren, mehrere Monate am Leben zu erhalten. Dieses Thier überstand die Folgen der Operation sehr gut und fing kurze Zeit hierauf an, ungeheuer stark abzumagern, so dass er wie ein mit einem Fell überzogenes Skelett aussah. Es war in diesem Zustande äusserst kraftlos, zeigte aber keine Krankheitszeichen. Nachdem es drei Wochen in diesem Zustande verharrt war, erholte sich das Thier allmählich, und nach 7 bis 8 Wochen unterschied es sich in keinerlei Weise von einem gesunden Thiere. Bei der Section wurde constatirt, dass die Ganglien vollständig exstirpirt worden waren; es wurde nichts Abnormes im Verlaufe der Chylusgefässe gefunden; diese Beobachtung zeigt, dass die Function dieser Ganglien eine bedeutende sein müsse, da unmittelbar nach der Operation auffallende Störungen eingetreten waren; man muss aber weiter aus der Beobachtung folgern, dass die Functionen dieser Ganglien allmählich von anderen Theilen des Nervensystems übernommen werden. Bei Kaninchen und Hunden hat Lustig†) unter aseptischen Cautelen den Plexus coeliacus exstirpirt.

*) G. Aust, Zur Frage über den Einfluss des Nervensystems auf die Todtenstarre. Pflüger's Arch. XXXIX. S. 241.

Brown-Séquard, Recherches expérimentales montrant que la rigidité cadavérique etc. Compt. rend. CIII. p. 622 et 674.

**) Brown-Séquard, Influence du système nerveux pour retarder la putréfaction, C. R. Soc. de Biologie 4. Janv. 1890. p. 2.

A. Herzen, L'irritabilité musculaire et la ridigité cadavérique. Semaine méd. 1886. Nr. 47.

M. Bierfreund, Untersuchungen über die Todtenstarre. Pflüger's Arch. XLIII. S. 195.

***) Lamansky, Zeitschr. f. rat. Med. XXVIII (3). S. 59. 1866.

†) A. Lustig, Sugli Effetti dell'Estirpazione del Plesso Celiaco. Arch. p. l. Scienze Med. XIII. S. 129.

Beobachtet wurden bei seinen Versuchen nur jene Thiere, bei welchen die Wundreaction ausgeblieben war, und bei welchen keine Peritonitis u. s. w. eingetreten war. Die meisten Thiere starben in der zweiten oder dritten Woche plötzlich; trotzdem sie gute Fresslust hatten, waren sie sehr stark abgemagert; zwei Kaninchen überlebten die Operation. Bei vielen Thieren war der Harn in den ersten Tagen zuckerhaltig. Nach zwei bis drei Tagen verschwand der Zucker, hierauf trat aber Aceton auf, später Eiweiss. Die Harnmenge wurde geringer, es traten im Harn hyaline Cylinder, rothe und weisse Blutkörperchen, Nierenepithelien auf. Bei den zwei überlebenden Kaninchen hörte die Acetonurie und Abuminurie von selbst auf. Milz, Leber, Pancreas, Nebennieren, Schleimhaut des Verdauungsactes waren vollstandig normal (gegen die Beobachtungen von Munk und Klebs). Nach seinen Beobachtungen veranlasst das Aceton im Blute allein schon die Nephritis, die Albuminurie u. s. w., so dass der Verfasser die durch die Exstirpation des Plexus coeliacus hervorgerufene Acetonurie für die Folgen verantwortlich macht. Später*) hat der Verfasser bei Kaninchen, denen 2 bis 3 Wochen früher der Plexus coeliacus exstirpirt worden war, die Piqûre nach Claude Bernard ausgeführt und stets Melliturie von längerer Dauer dadurch hervorgerufen. Es folgt hieraus, dass der künstliche Diabetes auch an Thieren ohne Plexus coeliacus hervorgerufen werden kann, und der letztere ein für diesen Krankheitsprocess nicht nothwendiger Nerventheil ist. Wenn er**) den Plexus durch 20—40" faradisch oder durch ein Tröpfchen verdünnter Essigsäure reizte, so erhielt er schon innerhalb 24 Stunden constant Aceton in Mengen im Harn***). Peiper†) beobachtete bei 11 überlebenden von 15 operirten Kaninchen niemals Polyurie und Durchfall, aber, wenn auch nicht ganz constant, Melliturie, welche bei zwei Thieren sehr stark war. Nie fand er Atrophie des Pancreas. Jedoch sah er nur bei zwei Thieren in geringer Menge Aceton, während Lustig dasselbe bei allen seinen Thieren beobachtet hat. Ebenso wenig erhielt er Albuminurie, und er schreibt der Anwendung der Sublimatlösung bei den Operationen durch Lustig das Auftreten der Albuminurie bei dessen Beobachtungen zu, weil Kaninchen gegen Sublimat sehr empfindlich sind; er hat seine Instrumente mit absolutem Alkohol desinficirt. Auch von seinen Thieren überlebte ein Theil die Operation nur 3—4 Wochen, ein anderer Theil wurde erst nach 2—4 Monaten getödtet. Alle Thiere verfielen trotz bedeutender Fresslust in Abmagerung.

*) A. Lustig, Zur Kenntniss der Function des Plexus coeliacus. Cbl. f. Physiol. III. S. 277.

**) Derselbe, Zur Kenntniss der Function des Plexus coeliacus. Beiträge z. path. Anat. v. Ziegler. VII. S. 433.

***) Er führt nebenbei an, dass er in 60 verschiedenen Harndestillaten bei Kaninchen mit Lieben's Methode mit Jodkalium-Jodlösung 27 mal Aceton fand.

†) E. Peiper, Experimentelle Studien über die Folgen der Ausrottung des Plexus coeliacus. Verhandl. d. IX. Congresses f. inn. Med. in Wien, 1890. S. 497.

D. Gehirnnerven*).

Ausser den Gesichtswahrnehmungen werden durch den **Sehnerven** verschiedene, reflectorische Vorgänge vermittelt. Die Bewegungen der Pupille werden durch ihn regulirt; ferner beeinflusst er Stoffwechselvorgänge, worauf Moleschott zuerst aufmerksam gemacht hat, und welche Thatsache durch eine Reihe von Beobachtern bestätigt worden ist. Unter dem Einfluss des Lichtes auf den Sehnerven wird die Kohlensäureausscheidung und die Sauerstoffaufnahme gesteigert**). Auch auf die Pigmentzellen der Haut besitzt derselbe bei verschiedenen Thieren Einfluss, wodurch die wechselnden Färbungen der letzteren bedingt werden. Wir wollen hier nur noch erinnern an den Reflex auf die Athmung, welcher nach Beobachtungen Christiani's (s. S. 808) vom Opticus aus ausgelöst werden kann. Der **Oculomotorius** innervirt nicht bloss die von ihm versorgten Augenmuskeln, sondern auch die die Pupille verengernden Fasern, die seltener im Abducens oder Trigeminus verlaufen. Ferner enthält er auch die den Musculus ciliaris versehenden Fasern; er vermittelt also die Accomodationsvorgänge im Auge. Der **Nervus trigeminus** enthält Nervenfasern der verschiedensten Art. Ein Theil seiner Fasern verastelt sich in den quergestreiften Muskeln, der grössere Theil jedoch besteht aus centripetalen, aus sensiblen Fasern. Eine grosse Zahl von Reflexbewegungen kann durch ihn hervorgerufen werden. Er vermittelt Reflexe auf die Herznerven, Gefässnerven, Athmungsnerven, Secretionsnerven. Die Fasern des Trigeminus betheiligen sich auch an der secretorischen Thätigkeit der Speicheldrüsen, der Thränendrüsen. Den Trigeminus hat zuerst Magendie beim Kaninchen innerhalb der Schädelhöhle durchschnitten, ohne dass das Leben des Versuchsthieres gefährdet wurde. Es ist hierbei gleichgiltig, ob der Nerv intracraniell vor oder hinter dem Ganglion Gasseri durchschnitten wurde. Zunächst hat die Trigeminus-Durchschneidung Folgen in der Mundhöhle. Es treten z. B. bei Kaninchen Geschwürsbildungen in der Mundhöhle und auf den Lippen auf; diese befinden sich, worauf Rollet aufmerksam gemacht hat, nicht blos auf der Seite des durchschnittenen Nerven, sondern auch auf der gesunden; sie greifen ohne Unterbrechung von einer Seite auf die andere über. In Folge der Lähmung der motorischen Trigeminusfasern weicht der Unterkiefer nach der gesunden Seite hin ab, und gleichzeitig wird er um ein Geringes nach rückwärts gezogen und auf der gesunden Seite gehoben. Es bilden sich in Folge dieser Stellungsveränderungen der Kiefer abnorme Abschleifungen der Zähne und durch letztere, welche sich an verschiedenen Stellen der Mundhöhle einhacken, werden die Geschwüre hervorgerufen. Ausserdem ist die Mundhöhlenschleimhaut auf der

*) Um Wiederholungen zu vermeiden, werden in diesem Capitel nicht alle hierher gehörigen Nerven einzeln ausführlich besprochen, da die Functionen derselben theils in der Sinnesphysiologie, theils in anderen entsprechenden Capiteln dieses Handbuches eingehend erörtert werden (s. das Register).

**) Fubini, Molesch. Untersuch. XI. S. 488.

empfindungslosen Seite vielmehr noch den Insulten der Zähne ausgesetzt, weil durch den Wegfall der Empfindungen die schützenden Reflexe u. s. w. fehlen; es tritt daher die Geschwürsbildung auf der operirten Seite früher ein als auf der gesunden. Diese Erscheinungen sprechen durchaus nicht für die Existenz trophischer Nerven; auch findet sich kein bemerkenswerther Unterschied im weiteren Verhalten der Geschwüre auf der gesunden und der nicht mehr innervirten Seite. Ferner hat die Trigeminusdurchschneidung bedeutende Folgen für das Auge, welche Thatsache zuerst von Magendie, dann eingehend von Scheller*), Senftleben**), Feuer***), Decker†), Sinitzin††), Eckard†††) und anderen bestätigt und untersucht worden ist. Es ist zunächst die sogenannte Trigeminuskeratitis, welche zur Erscheinung kommt. Wenige Stunden nach der Operation trübt sich die Hornhaut und 24 Stunden nach derselben fand Senftleben an der getrübten Stelle die normalen Hornhautkörperchen verschwunden und das Epithel fehlte in dem Bereiche der Trübung; Eiterkörperchen waren nicht zugegen. Es fasst daher Senftleben die primäre Hornhauttrübung als circumscripte Nekrose auf. Hierauf folgen Entzündungserscheinungen, indem von der Peripherie her aus den erweiterten Conjunctival- und Subconjunctivalgefässen massenhafte Einwanderung der weissen Blutkörperchen erfolgt. Die ganze Hornhaut wird getrübt, gelblich, undurchsichtig, dicke Borken vertrockneten Epithels und des Secretes sammeln sich auf derselben an, da in Folge des Verlustes der Sensibilität die reflectorisch ausgelösten Bewegungen der Lider aufhören. Der Eiter bricht in die vordere Augenkammer durch, es werden dann die übrigen Theile des Auges in den Zerstörungsprozess hineingezogen, und es kann zur vollständigen Vereiterung desselben kommen; die Thränensecretion ist vollständig unterdrückt. Snellen*†) hat zuerst die Folgen nicht mit dem Fortfall der Function trophischer Nerven, sondern mit dem Fortfall der Sensibilität in Zusammenhang gebracht. Da die Bewegung der Lider sistirt ist, kommt es zur Zerstörung und groben Insulten u. s. w. der Hornhaut, da die den Schutz veranlassenden Empfindungen nicht mehr zu Stande kommen, und diese Insulte wirken als Entzündungsreiz, welchem die weiteren Folgen zur Last fallen. Er hat deshalb entweder die Augenlider zugenäht oder noch besser die empfindlicheren Ohren vor das Auge genäht zum Schutze des Augapfels, wodurch die Keratitis entweder verhindert oder doch in ihrer Ent-

*) Scheller, Ueber die Structur der Hornhaut des Frosches und deren Veränderungen nach Durchschneidung des Quintus. Erlangen, 1861.

**) Senftleben, Arch. f. path. Anat. LXV. S. 69. LXXII. 1878.

***) Feuer, Sitzungsbericht d. Wien. Akad. LXXIV. S. 63. 1876.

†) Decker, Contribution à l'étude de la kératite neuroparalytigne. Dissertation Genève. 1876.

††) Sinitzin, Cbl. f. d. med. Wiss. 1871. S. 161.

†††) Eckhard, Cbl. f. d. med. Wiss. 1873. S. 548.

*†) Snellen, De inoloed der zenuwen op de ontsteking proefonder-vindelijk getoest. Dissertation. (De vi nervorum in inflammationem.) Utrecht 1857.

wicklung verzögert wurde. Senftleben setzte vor das Auge Schutzvorrichtungen (z. B. Drahtgitter, Pfeifendeckel), infolge dessen ebenfalls die Folgen der Trigeminusdurchschneidung für das Auge ausbleiben, obwohl Verdunstung und Staub u. s. w. noch immer einwirken konnten. Feuer und Deker erhielten ähnliche Resultate. Es folgt also aus diesen Beobachtungen, dass die Annahme trophischer Nerven überflüssig ist, und dass der Fortfall der Sensibilität und damit der den Schutz veranlassenden Bewegungen genügt, um die Folgen der Trigeminusdurchschneidung für das Auge zu erklären. Man hat jedoch behauptet, dass trotzdem die Widerstandsfähigkeit des Auges nach der Trigeminusdurchschneidung eine geringere sei. Senftleben und Feuer constatirten jedoch, dass am unversehrten und an dem des Trigeminuseinflusses beraubten Auge angebrachte Insulte sich in ihren Folgen durchaus nicht wesentlich von einander unterscheiden. Bernard, Sinitzin (l. c.) gaben an, dass die Erscheinungen der Trigeminusdurchschneidung im Auge ausbleiben sollen, wenn vor der Operation oder unmittelbar nach derselben das oberste Halsganglion des Sympathicus ausgerissen worden sei. Eckard und Senftleben jedoch konnten diese Behauptung nicht bestätigen. Dass das Ausbleiben des Lidschlages nicht allein die Ursache der Folgen der Trigeminusdurchschneidung im Auge ist, kann durch Facialisdurchschneidung bewiesen werden, nach welcher ebenfalls der Lidschlag aufhört. Feuer hat bei zwei Kaninchen diese Operation ausgeführt und sah allerdings nach kurzer Zeit in einem Falle an der Cornea strichförmige Trübung. Unmittelbar nach der intracraniellen Trigeminusdurchschneidung verengt sich bei Kaninchen die Pupille. Diese Verengnrung ist keine dauernde. Nach wenigen Stunden, zuweilen schon innerhalb einer halben Stunde erweitert sich die Pupille wieder. Nach der Trigeminusdurchschneidung sinkt auch nach der Beobachtung Filehne's**) die Ohrmuschel eines Kaninchens sogleich zurück. Wenn bei unversehrten Thieren die Gesichtshälfte gekraut wird, so richten sich die Ohrmuscheln auf, diese Erscheinung bleibt auch nach der Exstirpation des Grosshirnes; es wird durch letztere also die tonische Haltung nicht aufgehoben und man hat es hier mit einem dem Brondgeest'schen Tonus vollständig analogen Reflextonus zn thun. Auch die Durchschneidung einzelner Aeste des Trigeminus hat auffallende Folgen. Pineles***) macht aufmerksam auf eine Beobachtung Charles Bell's†), welche er bestätigt. Charles Bell hat den Nervus infraorbitalis bei einem Esel am Foramen infraorbitale

*) Bernard, Leçons sur la physiologie etc. II. p. 64.

**) W. Filehne, Trigeminus u. d. Gesichtsausdruck. Arch. f. Anat. u. Physiol. 1886. S. 432.

***) Friedrich Pineles, Ueber lähmungsartige Erscheinungen nach Durchschneidung sensorischer Nerven. Cbl. f. Physiol. IV. S. 741.

†) Charles Bell, On the nerves giving an account of some experiments on their structure and functions which lead to a new arrangement of the system. Philosophical Transactions of the royal society of London. 1821. Part. 2. p. 413.

beiderseits durchschnitten und dadurch Unbeweglichkeit der Lippen hervorgerufen. Das Thier konnte nicht mehr länger seinen Hafer aufnehmen; die Fähigkeit zur Hebung und Vorstreckung der Lippen, um das Futter aufzunehmen, war verloren; um die Lippen zu öffnen, presste das Thier das Maul gegen den Grund des Gefässes, und schliesslich leckte es den Hafer mit der Zunge vom Boden. Es war der Verlust der Beweglichkeit der Lippen beim Fressen vollständig zweifellos. Auch Magendie*) hat ähnliche Beobachtungen gemacht. Pineles hat den Infraorbitalis an Pferden durchschnitten und ganz dieselben Erscheinungen gesehen, wie sie Bell beim Esel beobachtet hat. Auch während das Thier frass, verhielt sich die Oberlippe wie gelähmt. Die Folgen der Durchschneidung des sensiblen Infraorbitalis für die Oberlippe sind solche, dass sie jedermann als den Ausdruck einer Lähmung bezeichnen muss, wie es schon Bell gethan hat. Auch an Kaninchen hat er ähnliche Versuche angestellt. Augenscheinlich muss das Resultat dieser Beobachtungen so gedeutet werden, wie es Filehne bei der Haltung der Ohren der Kaninchen nach der Durchschneidung des Trigeminus gethan hat. Indem die Leitung in den sensiblen Fasern der Oberlippe unterbrochen wird, hört der Reflextonus der Muskel derselben auf; so wie das Kaninchenohr nach der Durchschneidung des Trigeminus herabsinkt, ebenso erscheint die Oberlippe nach der Durchschneidung des Infraorbitalis gelähmt. Der **Nervus facialis** erhält in seinem Verlaufe vom Trigeminus und Vagus auch sensible Fasern; obwohl er wesentlich ein motorischer Nerv ist, besitzen besonders seine Endäste Sensibilität. Es ist dies eine besondere Art der Sensibilität; wir werden sie später (S. 853ff.) als recurrirende Sensibilität kennen lernen. Wenn der Facialis durchschnitten wird, so erscheint die entsprechende Gesichtshälfte gelähmt; es weicht die gelähmte Gesichtshälfte nach der gesunden Seite ab, in Folge des starken Zuges der tonisch innervirten Muskeln der unverletzten Hälfte. Wenn jedoch die Lähmung längere Zeit andauert, so weicht das Gesicht nach der Seite der Lähmung hin ab, wie man bei Thieren und Menschen beobachtet hat; diese Abweichung hat ihren Grund in der Contraction der gelähmten Muskel. Es ist möglich, dass durch Schrumpfung von neugebildetem Bindegewebe in den gelähmten Muskeln der starke Zug ausgeübt wird. Brown-Séquard, ferner Schiff**) beobachteten zuerst, das 4 Tage nach der Facialisdurchschneidung eine Zeit lang hindurch anhaltende, zitternde Bewegungen in den Gesichtsmuskeln auftreten, die sich besonders bei Kaninchen durch die Bewegung der Tasthaare verrathen; diese Bewegungen wurden als Lähmungsoscillationen bezeichnet. Sie treten aber auch nach Durchschneidung der motorischen Nerven in anderen entsprechenden Muskeln auf; sie werden durch Curarevergiftung,

*) Magendie, Vorlesungen über das Nervensystem und seine Krankheiten. Deutsch v. Dr. Gustav Krupp. Leipzig, 1841.

**) Schiff, Lehrbuch etc. S. 77, 391.

wie S. Mayer*) gezeigt hat, nicht beseitigt und werden daher nicht von dem Theile des Nervenmuskelapparates hervorgerufen, welcher von Curare angegriffen wird. Durch Sistiren der künstlichen Respiration werden die Bewegungen anfangs verstärkt, bald darauf vollständig vernichtet. Wird bei heranwachsenden Thieren der Facialis durchschnitten oder ausgerissen, so treten, wie schon Brown-Séquard beobachtet hat, auch an den Knochen auffallende Formveränderungen ein; der ganze Gesichtsschädel wird nach der kranken Seite hin verkrümmt. Schauta**) erklärt diese Erscheinung dadurch, dass auf der kranken Seite die Muskeln im Wachsthum zurückbleiben, und dass ferner durch das Muskelspiel die Bewegung der Gewebsflüssigkeit in den umgebenden Weichtheilen und direct auch in den Knochen beeinflusst wird, und dieser Einfluss nach der Nervendurchschneidung wegfällt. Roux hat zuerst an sich selbst beobachtet, dass bei Facialislahmung bei haufigen Geräuschen eine lästige Empfindung im Ohr entsteht. Die Hörstörung bei der Lahmung des Facialis wird, wie Lucae es gethan hat, auf Lähmung des musculus stapedius zurückgeführt. Da nach der Facialisdurchschneidung die Gesichtsmuskeln gelähmt sind, welche das Erfassen der Nahrung mit den Lippen und das Zurückhalten durch dieselben und die Backen ermöglichen, so erleidet die Nahrungsaufnahme und das Kauen eine bedeutende Störung, sodass Inamtionserscheinungen auftreten. Da Pferde wesentlich nur durch die Nase athmen können, so ist bei diesen Thieren nach der Facialisdurchschneidung die Athmung bis zur Erstickung beeinträchtigt [siehe I. S. 634]***). Der **Nervus vagus** enthält Nerven der verschiedensten Functionen: sensible, motorische Fasern für willkurliche und unwillkürliche Bewegungen, Hemmungsnerven, Absonderungsnerven. Sein Einfluss auf Gaumen und Pharynx, die Speiseröhre, die Vormägen, den Magen, Darm, Herz, Gefässe, Athmung und Secretion wird in den entsprechenden Kapiteln erörtert. Seine Beziehung zum Kehlkopf ist ausführlich im Kapitel »Athmung« †) angegeben. Wir wollen hier nur noch erinnern an die Beobachtung Exners, dass nach Durchschneidung eines Vagusastes, des Laryngeus superior, sofort Lähmung des entsprechenden Stimmbandes bei Pferden beobachtet wurde, obwohl dieser Ast nur sensible und keine motorischen Fasern für den Kehlkopf führt. Es ist diese Erscheinung augenscheinlich ebenfalls so zu erklären, wie wir früher ähnliche Erscheinungen nach der Durchschneidung des Trigeminus und einzelner seiner Aeste (S. 849) erklärt haben. Mit dem Fortfall der Sensibilität verschwindet auch die Motilität des Stimmbandes. Auf die

*) Sigm. Mayer, Cbl. f. d. med. Wiss. 1878. S. 579.

**) Schauta, Sitzber. d. Wien. Akad. LXV. S. 105.

***) Vergl. Ellenberger, Die Folgen der beiderseitigen Facialisdurchschneidung beim Pferde. Arch. für wissensch. und prakt. Thierheilkunde. Bd. VII. Heft 4.

†) Siehe I. S. 634 ff.

Folgen der doppelseitigen Vagusdurchschneidung ist in den Kapiteln Kreislauf, Athmung und Mechanik der Verdauung*) hingewiesen.

E. Die Rückenmarksnerven.

Die Rückenmarksnerven nehmen mit zwei Wurzeln ihren Ursprung aus dem Rückenmarke. Die beiden Wurzeln vereinigen sich, nachdem die hintere Wurzel sich zu einem Ganglion verdickt hat, zu einem gemeinsamen, gemischten Nerven. In ihrem weiteren Verlaufe jedoch tauschen die Nerven sehr häufig Fasern gegeneinander aus und bilden mannigfache Geflechte, so dass die einzelnen Bahnen oft verschiedene Umwege machen, bis sie zu dem ihnen zugehörigen peripheren Organ gelangen. Werden die vorderen Wurzeln durchschnitten, so verliert das Thier die Fähigkeit, die von denselben versorgten Muskeln zu innerviren. Bei Fröschen und Ziegen hat Panizza**) die Beobachtung gemacht, dass, wenn er der Reihe nach die verschiedenen für eine Extremität bestimmten vorderen Wurzeln durchschnitt, die Abnahme der Bewegungsfähigkeit nicht gleichmässig mit der Anzahl der durchschnittenen Nerven fortschreitet, selbst wenn mehrere Wurzeln, welche für die hintere Extremität bestimmt sind, durchschnitten waren. Oft war die Bewegung der operirten Seite nur ganz vorübergehend geschwächt, und in kurzer Zeit war dieselbe so kräftig wie vor der Operation Wenn jedoch die letzte Wurzel, welche den Zusammenhang zwischen Rückenmark und Extremität herstellte, durchschnitten wurde, verschwand die Motilität vollständig. Panizza erklärt die Erscheinung durch die Vermittlung der Nervengeflechte. Exner***) beobachtete nach der Durchschneidung einzelner Stränge des Plexus ischiadicus bei Fröschen im zugehörigen Gastrocnemius weder einen Schwund noch Degeneration von Muskelfasern. Wird der centrale Stumpf der durchschnittenen vorderen Wurzel gereizt, so werden keine Bewegungen hervorgerufen, ebensowenig, wie Aeusserungen von Schmerzempfindungen. Wird der periphere Stumpf einer vorderen Wurzel gereizt, so tritt Contraction der zugehörigen Muskeln ein. Bezüglich der Vertheilung der motorischen Fasern in den vorderen Wurzeln des Rückenmarkes ist anzuführen, nach den von Preyer, Krause, C. Meyer u. A. ausgeführten Versuchen, dass die meisten Muskeln ihre Fasern nicht aus einer einzelnen Wurzel beziehen, ferner, dass die zu den Muskeln tretenden Nerven auch die Fasern für ihre Sehnen und die über ihnen gelegenen Hautstellen enthalten. Ein und

*) Vergl. auch Ellenberger, Die Folgen der einseitigen und doppelseitigen Durchschneidung des Nervus vagus bei Wiederkäuern. Arch. für wisssensch. und prakt. Thierheilkunde. Bd. IX. Heft 1 u. 2. und Beitrag zur Lösung der Frage der Innervation des Psalters der Wiederkäuer und der motorischen Function des N. vagus für die Vormägen dieser Thiere. Ebendaselbst, Bd. VIII. S. 167.

**) Siehe Hermann's Handbuch. II, 1. S. 218.

***) S. Exner, Notiz zur Frage von der Faservertheilung mehrerer Nerven in einem Muskel. Pflüger's Arch. XXXVI. S. 572.

dieselbe Wurzel versorgt nach Preyer bei verschiedenen Individuen nicht immer genau denselben Muskel; er giebt auch an, dass eine und dieselbe Wurzel nicht ausschliesslich einen Muskelcomplex etwa von Beugern und Streckern versorgt. Bert und Marcacci*) jedoch fanden, dass jede vordere Lumbarwurzel eine zusammengehörige Muskelgruppe innervire, z. B. die erste die Oberschenkelbeuger. Ganz ähnliche Versuche haben Ferrier und Yeo**) bei Affen ausgeführt. Werden die hinteren Wurzeln durchschnitten, so hat die Haut, welche von denselben versorgt wird, vollständig jede Sensibilität verloren; durch Misshandlung derselben können bei dem Thiere keine Schmerzäusserungen hervorgerufen werden. Zugleich hat man beobachtet, dass nach der Durchschneidung der hinteren Wurzeln auch die Motilität leide. Es ist dies von Panizza, Bernard, Schiff, Brown-Séquard beobachtet worden. In jüngster Zeit hat Baldi***) neuerdings die Erscheinungen untersucht. Wenn z. B. die sensiblen Wurzeln, welche der hinteren Extremität zugehören, durchschnitten sind, so haben die Bewegungen, welche die Thiere mit dieser Extremität ausführen, an Sicherheit und Genauigkeit sehr eingebüsst. Schiff hat zuerst darauf aufmerksam gemacht, dass nicht die Kraft der Bewegungen gelitten hat, sondern die richtige Beurtheilung der zu einer intentirten Bewegung nothwendigen Muskelcontraction. Man erklärt die Erscheinung dadurch, dass die die Muskelcontractionen controlirenden Empfindungen wegfallen, und somit gleichsam die Controlle für die richtige Ausführung der Bewegung fehlt, und dadurch die Sicherheit der Bewegungen vermindert wird. Bernard hat einem Frosche die Haut der hinteren Extremität entfernt und beobachtet, dass dieser noch Schwimmbewegungen ausführte. Diese Beobachtung spricht nicht gegen die angeführte Deutung, da nicht bloss die Haut, sondern Gelenke, Sehnen, Fascien, Muskeln (Sachs) sensible Fasern besitzen. Harless und Cyon geben an, dass nach Durchschneidung der hinteren Wurzeln die Erregbarkeit der vorderen Nervenwurzeln herabgesetzt sei. Es ist jedoch diese Angabe bestritten worden. Wir sehen also durch die vorderen und hinteren Wurzeln Nervenfasern mit verschiedenen Functionen austreten; durch die vorderen Wurzeln treten alle solche centrifugalen Fasern aus, deren Erregung die willkürlichen Bewegungen hervorrufen; durch die hinteren Wurzeln treten alle solche centripetalen Fasern (sensible Fasern) ein, deren Erregung Empfindungen hervorruft. Es wird diese Thatsache kurz, jedoch nicht ganz entsprechend, durch folgenden Satz ausgedrückt: **Die vorderen Wurzeln der Rückenmarksnerven sind moto-**

*) A. Bert e A. Marcacci, Comunicazione preventiva sulla distribuzione delle radici motrici nei muscoli degli arti. Sperimentale. XLVIII. p. 356.

**) D. Ferrier und G. F. Yeo, The functional relations of the motor roots of the brachial and lumbosacral plexuses. Proceed. Roy. soc. XXXII. S. 12.

***) D. Baldi, Effetti della recisione delle radici posteriori sui movimenti. Sperimentale 1885, Sept.

risch, die hinteren sensitiv [Bell'scher Lehrsatz]*). Es ist dieser Satz jedoch nicht so zu verstehen, dass nur solche Fasern, welche wir angeführt haben, durch die Wurzeln ein- oder austreten, sondern es treten in den Wurzeln die verschiedenartigsten Fasern mit den verschiedensten Functionen ein, bezüglich aus. Auf diese Thatsache wird in den verschiedenen entsprechenden Kapiteln dieses Handbuches hingewiesen.

Rückläufige Sensibillität (Sensibilité récurrente ou en retour). Magendie und hierauf Longet machten die Beobachtung, dass der periphere Stumpf der vorderen Wurzeln empfindlich ist. Es ist jedoch ziemlich schwierig, diese Beobachtung zu bestätigen, und Claude Bermard hat alle Umstände aufgesucht, welche den Erfolg sichern Er macht aufmerksam, dass nur kräftige, gut genährte, junge Hunde, welche durch die Operation nicht zu sehr erschöpft worden sind, sich für den Versuch geeignet zeigen. Wenn die Thiere erschöpft sind, so kann die Prüfung erst nach einiger Zeit, nach Erholung des Thieres vorgenommen werden. Auch Schiff hat die rückläufige Sensibilität beobachtet und zwar bei den verschiedenartigsten Säugethieren; bei Batrachiern, Fröschen und Vögeln hat man sie bis jetzt vermisst. Longet fand, dass die Sensibilität der vorderen Wurzeln nur besteht, wenn die hinteren Wurzeln intact sind, so dass man also schliessen muss, dass die sensiblen Fasern der vorderen Wurzeln in die hinteren Wurzeln umbiegen und mit diesen in das Rückenmark eintreten. Die Umbeugung findet nicht unmittelbar an der Vereinigungsstelle der vorderen und hinteren Wurzeln statt, wie Bernard und Schiff gefunden haben. Aber nicht blos an den vorderen Wurzeln, sondern auch an den verschiedensten, peripheren Nerven ist die rückläufige Sensibilität, so bezeichnet man die Erscheinung, dass periphere Stumpfe von Nerven empfindlich sind, nachgewiesen worden. Cl. Bernard fand dieselbe an den peripheren Stümpfen verschiedener cerebraler Nerven; z. B. fand er den peripheren Stumpf des Facialis des Hundes sensibel. Die sensiblen Fasern, welche diese Empfindlichkeit hervorrufen, rühren vom Trigeminus her. Auch Chauveau bestätigt die Erscheinung, fand jedoch, dass sie beim Hunde leicht nachzuweisen sei, bei Kaninchen und Pferden gar nicht. Arloing und Tripier**) zeigten jedoch, dass auch bei diesen Thieren der Facialis rückläufige Sensibilität besitze; es ist nur nothwendig, dass die Durchschneidung des Nerven an einer hinlänglich peripher gelegenen Stelle vorgenommen wird. Wenn beim Pferde z. B der Facialis nicht unmittelbar vor der Parotis, sondern weiter nach vorne durchschnitten wird, so zeigt sich der periphere Stumpf sensibel. Aber nicht nur

*) Die Literatur dieses Gegenstandes siehe in Hermann's Handbuch. II, 1. S. 216.

**) Compt. rend. 1868. Arch. de physiol. norm. et pathol. 1869, II. p. 33, 307, ibid III, 2. sér. 1876. p. 11, 105, ibid 1874. p. 1473.

motorische Nerven, sondern auch sensible Nerven, z. B. Trigeminusäste, besitzen rückläufige Sensibilität. Diese sensiblen Fasern stammen aus benachbarten sensiblen Nerven und steigen mehr weniger hoch mit dem Nervenstamme aufwärts; ihre Zahl nimmt jedoch hierbei von der Peripherie nach dem Centrum ab. Die Umkehr dieser Fasern findet vorzugsweise an der Peripherie statt.

Supplirende Sensibilität (Sensibilité supplée). Werden sensible Nerven durchschnitten, so ist in der Regel die Vernichtung oder starke Herabsetzung der Sensibilitat der von diesen Nerven innervirten Theile die Folge. Unter gewissen Umstanden kann die Sensibilität jedoch wieder erscheinen. Bruns*) hat nach Resection ganzer Stücke der im Unter- oder Oberkiefer verlaufenden Nerven beobachtet, dass in allen Fällen eine Wiederkehr des Empfindungsvermögens eintritt, bei einigen Fällen schon innerhalb weniger Tage, bei anderen erst nach Wochen. Ist nach einigen Tagen schon die Sensibilität wiedergekehrt, so kann dieses nicht mit dem Hineinwachsen neuer Nerven in das gelähmte Gebiet erklärt werden, da der Zeitraum ein zu kurzer ist. Man bringt diese rasche Wiederkehr der Sensibilität mit den Nervennetzen, welche die sensiblen Nervenendigungen in der Haut bilden, in Zusammenhang. Diese Möglichkeit der raschen Rückkehr der Sensibilität, trotzdem dass die Stümpfe des durchschnittenen Nervens nicht vereinigt sind, mahnt zur Vorsicht bei der Deutung der Erscheinung nach der Verheilung der Stümpfe eines durchschnittenen, sensiblen Nerven (siehe S. 742); so hat Nélaton**) in einem Falle, in welchem er die Stümpfe eines sensiblen Nervens zur Verheilung brachte, schon vor der Operation, also vor der vorgenommenen Nervennaht, Empfindlichkeit im Gebiete des zu operirenden Nervens constatiren können.

*) V. Bruns, Chirurgische Pathologie und Therapie des Kau- und Geschmackorgans. Tübingen 1859.

**) Siehe Hermanns Handbuch II, 1. S. 236.

Die Lehre von den Sinnen.

1. Die Sinnesempfindungen im Allgemeinen.

Von

Ellenberger.

In dem Kapitel »Nervenphysiologie« ist dargethan worden, dass es functionell 2 Hauptgruppen von Nerven giebt, nämlich solche mit peripherem und solche mit centralem Erfolgsorgan. Durch die Nerven mit peripherem Erfolgsorgan senden die Centren ihre Anordnungen an die Zellen, Gewebe und Organe und veranlassen in denselben bestimmte Vorgange, z. B. Contractionen des Muskelgewebes, Verengerung oder Erweiterung von Blutgefässen, Steigerung oder Hemmung der Secretionen, des Blutlaufs, des Stoffwechsels u. s. w. Die Nerven mit centralem Erfolgs- und peripherem Reizorgan, die sogenannten sensiblen Nerven, veranlassen das Zustandekommen von gewissen Empfindungen, indem sie den Centren Nachrichten über Alles überbringen, was ausserhalb der Centren vorgeht; sie berichten also sowohl über die Vorgänge in der Aussenwelt als über die Vorgänge im Thierkörper, in den Zellen, Geweben und Organen. Die Empfindungen resp. die sinnlichen Wahrnehmungen kommen gewöhnlich in folgender Weise zu Stande. Die Enden der sensiblen Nerven werden durch gewisse Eindrücke in den Erregungszustand versetzt; sie übertragen diesen Zustand auf den Nerven; dieser leitet ihn zu den Centren (den psychischen Erfolgsorganen) und theilt ihnen denselben mit. Dadurch gerathen die Centren ebenfalls in Erregung; diese wird je nach der Natur derselben in Form einer bestimmten Empfindung zum Bewusstsein gebracht. An die Empfindung, die stets subjectiv ist, schliessen sich dann gewisse **Vorstellungen** (seelischen Vorgänge) an, wodurch die Erregung auf das erregende Object und zwar bei den sogenannten echten Sinnesempfindungen auf Dinge der Aussenwelt bezogen wird. Jeder Vorgang einer echten sinnlichen Wahrnehmung endet also mit der objectiven Vorstellung über die die Empfindung erregende Ursache, mit der Objectivirung der Empfindungen, d. h. mit der Vorstellung der Aeusserlichkeit der Empfindungsursachen. Die Objectivirung der Empfindungen findet

so genau statt, dass sogar die speciellen Qualitaten der allgemeinen Empfindung (z. B. die Farben einer Lichtempfindung) als Qualitäten der Aussendinge aufgefasst werden.

Die Sinnesempfindung beruht also darauf, dass der durch eine äussere Ursache hervorgerufene Erregungszustand (also eine bestimmte Eigenschaft, eine Qualität) des Sinnesnerven zum Bewusstseinsorgan geleitet wird. Hier findet der seelische Vorgang statt, welcher durch den Zustand des Nerven auf das erregende Object zurückbezogen wird. Das erregende Ding und die Vorstellung von denselben haben ebensowenig eine Aehnlichkeit mit einander, wie etwa der Buchstabe eines Buches (das Buchstabenzeichen) mit seinem Laute. Stets aber bringt der Buchstabe bei dem lesenden Menschen denselben Laut zum Bewusstsein. Genau in derselben Weise rufen z. B. die auf die Retina einwirkenden Lichtätherwellen stets die Empfindung von Licht hervor. Das Zustandekommen von richtigen Vorstellungen der Dinge kann nur aus den gemachten Erfahrungen des Individuums erklärt werden. Die Empfindung, welche jede sensible Nervenfaser, sobald sie gereizt wird, hervorruft, hat einen ganz bestimmten Charakter. Deshalb kann sie das Individuum auch stets, wenn sie von Neuem eintritt, wieder erkennen. Die gleichen äusseren Umstände veranlassen also zu allen Zeiten dieselbe Empfindung. Diese Thatsache ermöglicht es den Individuen, Erfahrungen über die Ursachen ihrer Empfindungen zu machen und dadurch allmählich eine richtige Vorstellung von den erregenden Dingen zu gewinnen, und die Empfindungen durch bewusste oder unbewusste Schlussfolgerungen auf die wahren äusseren Ursachen zurückzubeziehen.

Wenn im weiteren Sinne auch alle sensiblen Nerven als Sinnesnerven aufzufassen sind, so pflegt man doch gewöhnlich den Begriff Sinn oder Sinnesorgan enger zu fassen und unter Sinnesorganen nur diejenigen Nervenendorgane zu verstehen, die gegen die Aussenwelt gekehrt und dazu bestimmt sind, Eindrücke von dieser aufzunehmen und die Vermittler zwischen Aussenwelt und Seele darzustellen. Nur diese Organe werden gewöhnlich als die Vermittler der echten sinnlichen Wahrnehmungen angesehen.

Streng genommen ist es unrichtig, nur das Nervenendorgan — wie dies vielfach geschieht — als Sinnesorgan zu bezeichnen. Zum Sinnesorgan gehört 1. der **periphere** Endapparat der Sinnesnerven, 2 der leitende Nerv, der **Sinnesnerv,** 3. das **Centralorgan** resp. der centrale Endapparat des Nerven. Vielleicht empfiehlt es sich, diese drei Theile zusammengenommen als Sinnesapparat und das periphere Endorgan als Sinnesorgan im engeren Sinne zu bezeichnen. Sowohl der periphere Endapparat als auch das Centralorgan bestehen aus einer Menge von Endelementen, und zwar wahrscheinlich aus ebensoviel Elementen, als der Leitungsnerv Fasern enthält.

Bedingungen der Sinneswahrnehmungen. Richtige sinnliche Wahrnehmungen können zu Stande kommen, wenn gewisse Bedingungen erfüllt sind: Vor allen Dingen muss der Sinnesapparat (Endorgan, Leitungsnerv und Centralorgan) anatomisch und physiologisch intakt sein. Sodann muss ein specifischer, der sogenannte adäquate Reiz, auf das periphere Sinnesorgan einwirken und endlich muss die Aufmerksamkeit des Individuums, d. h. die Thätigkeit des Centralorganes, auf den Erregungsvorgang des Sinnesorgans gerichtet sein. Die Nothwendigkeit der Er-

füllung der ersten Bedingung, d. h. die Nothwendigkeit der intakten Beschaffenheit des ganzen Sinnesapparates ist so einleuchtend, dass es keines weiteren Wortes hierüber bedarf. Dagegen sollen die beiden anderen Bedingungen nachstehend genauer besprochen werden.

Die Reize der Sinnesnerven. Die Sinnesnerven werden durch gewisse äussere Eindrücke (Reize) aus dem ruhenden in den thätigen Zustand übergeführt; sie sind also erregbar. Ausser den allgemeinen, mechanischen, chemischen, thermischen und electrischen Nervenreizen kommen für die Sinnesnerven resp. ihre Endorgane noch Reize ganz besonderer Art in Betracht. Es sind dies besondere Einwirkungen von Seiten der Aussenwelt, die nur dadurch zu Reizen werden, dass sie auf ganz besondere, für die betreffenden Einwirkungen speciell eingerichtete Nervenendapparate, sogenannte Vorbaue, einwirken. Die anatomische Einrichtung, die physikalische und chemische Beschaffenheit des peripheren Endapparates, des Nerven-Vorbaues, bestimmt also über seine Erregbarkeit gegenuber besonderen Einwirkungen resp. specifischen und eigenartigen Reizen. Durch diese oft recht complicirt eingerichteten Vorbaue wird der sensible Nerv zu einem höheren Sinnesnerven. Man nennt die Reize, für deren Einwirkung die erwähnten Nervenendapparate vorhanden sind, die adäquaten oder homologen Reize im Gegensatz zu den allgemeinen Reizen, die als heterologe bezeichnet werden. Der adäquate (gleichartige) Reiz für die Retinastäbchen ist in den Schwingungen des Lichtathers, für die Hörzellen in den Schallwellen der ponderablen Materie, für die Schmeckbecher in den Schmeckstoffen, für die Riechzellen in den Duftstoffen zu suchen. Die durch den adäquaten Reiz veranlasste und dem Sinnescentrum (Erfolgsorgan, Empfindungsorgan) zugeleitete und mitgetheilte Erregung, d. h. der Empfindungsimpuls, wird durch das letztere eigenartig zum Bewusstsein gebracht. Die psychischen Sinnescentra sind nämlich mit specifischer Energie begabt und nur einer bestimmten allgemeinen Empfindung fähig, so dass sie bei jeder Erregung dieselbe specifische Empfindungsart hervorrufen. Die allgemeinen Empfindungsarten, z. B die Seh-, Gehör-, Riech-, Schmeck-, Tastempfindung stellen die Modalitäten der Empfindung, oder die allgemeinen Empfindungsqualitäten dar. Diese können aber in verschiedenen Modificationen, in Form der Qualitäten, resp. der speciellen Qualitäten (der Tonhöhe, Farbenempfindungen, Geschmacksqualitäten (süss, sauer, salzig, bitter) auftreten. Die Qualitäten stellen also die verschiedenen Arten der Empfindung dar, welche demselben Sinne angehören, während die Modalitäten diejenigen Empfindungen repräsentiren, die zu den verschiedenen Sinnen gehören.

Die Ursache der Modalitäten- und Qualitätenempfindung ist gegeben in der anatomischen und sonstigen Einrichtung des Erfolgs- und des Reizorganes, nicht im Erregungszustande des Leitungsnerven. Für die allgemeinen Qualitäten (Modalitäten) sind die bekannten peripheren Endapparate, die sogenannten Sinnesorgane, (die Retina für das Sehen,

das Corti'sche Organ für das Hören u. s. w.) und die Sinnescentren, z. B. das Sehcentrum und das Hörcentrum vorhanden. Diese Organe bestehen aber aus einzelnen Endelementen. Für jede specielle Qualität sind Gruppen besonderer anatomischer Elemente sowohl im peripheren Sinnesorgan als im Sinnescentrum vorhanden. Die einzelnen Endelemente des peripheren Sinnesorganes sind für die qualitativ verschiedenen Reize in verschiedenem Grade oder gar nicht erregbar Das periphere Endelement nimmt also eine specielle Qualität des adäquaten Reizes auf, geräth eigenartig in Erregung, überträgt diese auf eine Nervenfaser, welche dieselbe isolirt zu einem bestimmten Element des Sinnescentrums hinleitet. Jedem peripheren Endelement entspricht ein centrales Endelement Die letzteren, d h. die Elemente des Sinnescentrums, die mit specifischer Energie für die betreffenden Empfindungsqualitäten begabt sind, bringen die Erregung specifisch zum Bewusstsein. Jedes Endelement bringt also bei seiner Erregung eine besondere eigenartige Empfindung hervor, das Empfindungselement. Jedes Empfindungselement gleicht oder ähnelt in gewisser Beziehung anderen Empfindungselementen; dadurch schliessen sich gewisse Empfindungselemente zu Empfindungsgruppen, den erwähnten Empfindungsqualitäten zusammen. Die vergleichbare Seite der Empfindungselemente stellt also ihre Qualität dar, diese Seite reiht das Element ein in die Gruppe einer Ton- oder einer Farbenempfindung und dergleichen. Die Empfindungselemente haben aber auch eine Seite, wodurch sie sich von einander unterscheiden, das ist das Localzeichen der Empfindungselemente.

Beispiele. Das Sehcentrum bringt nur Lichtempfindungen zum Bewusstsein (die Empfindungsmodalität, die allgemeine Empfindungsqualität, dabei aber die zahllosen Uebergänge von Hell zu Dunkel, die Farben (Blau, Grün, Violett u. s. w.), also (specielle) Qualitäten. Nun liefert aber weiterhin jedes Netzhautstäbchen ein besonderes Bild (das Empfindungselement), welches von dem jedes Nachbarstäbchens verschieden ist. Jede Farbe veranlasst von jeder Stelle der Netzhaut aus eine verschiedene Empfindung. Diese verschiedenen Empfindungen sind aber einander ähnlicher wie z. B. den Empfindungen von Tönen, von Druck und dergleichen. Die einzelnen Empfindungen einer Farbe, z. B. von Blau, bilden also in Folge ihrer Aehnlichkeit in qualitativer Beziehung eine Empfindungsgruppe; sie fliessen zu einer Empfindung zusammen.

Die taktilen Nerven vermitteln nur Tastempfindungen. Jede ihrer Fasern bringt aber bei jeder Art der Erregung stets eine Empfindung zum Bewusstsein, die von jeder durch eine andere taktile Nervenfaser bedingten Erregung durch ihr Localzeichen verschieden ist. Die einzelnen Druckempfindungen, welche durch den Druck eines Körpers auf eine Anzahl von Nerven veranlasst werden, sind einander ähnlich und bilden so eine Empfindungsgruppe, während sie sich von Ton- und Lichtempfindungen sehr erheblich unterscheiden. Dass jede Tastempfindung ihr Localzeichen hat, geht daraus hervor, dass die Lebewesen die Stelle bezeichnen können, auf welche ein Druck und dergleichen stattgehabt hat. Das Hörcentrum bringt nur Hörempfindungen zum Bewusstsein, dabei werden aber sowohl die Schallgrössen als die Tonhöhen wahrgenommen. Weiterhin aber wird jede Faser des N. cochlearis nur durch eine bestimmte Zahl von Schallschwingungen erregt. Jede

einzelne Faser vermittelt eine bestimmte Schall-(Ton-Empfindung. Die Empfindungen eines Tones haben mit denen eines anderen Tones qualitativ Aehnlichkeiten und gleichen diesen mehr, als z. B. den Farbenempfindungen des Sehcentrums. Dadurch entstehen die Gruppen der Hörempfindungen die einzelnen Tonempfindungen und dergleichen). Die Tonempfindungen sind also Qualitäten der Schall-, die Farbenempfindungen Qualitäten der Lichtempfindungen. Eine Farben- verhält sich zu einer Tonempfindung wie eine Modalität. — Jede Empfindungsgruppe Druck-, Temperatur-, Ton-, Farbengruppe etc.) setzt sich aus einer Anzahl von qualitativ einander ähnlichen Empfindungselementen zusammen, die unter Umständen mit unterscheidenden Localzeichen ausgerüstet sind.

Die durch jedes Nervenelement hervorgerufene Empfindung kann an Intensität verschieden sein; die Intensitäten sind natürlich nur bei gleichen Qualitäten vergleichbar. Nach Vorstehendem unterscheidet man bei jeder Empfindung ihre Qualität, ihr Localzeichen und ihre Intensität. Das Localzeichen scheint nicht allen Sinnes-Empfindungen zuzukommen.

Die heterologen Reize sind auf den ganzen Sinnesapparat, von dem Nervenendapparat bis zur Gehirnrinde, wirksam, während die homologen Reize nur wirksam werden, wenn sie den Nervenendapparat treffen. Jeder heterologe Reiz, welcher auf einen Theil des Sinnesapparates einwirkt, wird nach den Gesetzen von der specifischen Energie und der peripheren Wahrnehmung so empfunden, als ob der homologe Reiz das Nervenendorgan in Erregung versetzt habe.

Jeder Sinnesnerv ruft also bei jeder Reizung, unabhängig von der Natur des Reizmittels, stets die ihm zugehörige Empfindung hervor. So bringen z. B. Stoss, Schlag, der electrische Strom, Hyperämie, also 4 verschiedene Ursachen, wenn sie auf den Sehnerven einwirken, stets eine Lichtempfindung hervor. Es ist damit klar, dass dieselbe äussere und innere Ursache in verschiedenen Sinnesorganen verschiedene Empfindungen bewirkt. Eine mechanische Reizung des Sehnerven bewirkt eine Licht-, dieselbe Reizung des Hörnerven eine Schallempfindung u. s. w.

Zu den heterologen Reizen gehören nicht nur die gewöhnlichen Nervenreize mechanischer, chemischer, thermischer und electrischer Natur, sondern auch die somatischen Reize. Die letzteren sind in gewissen Vorgängen und Zuständen im Körper selbst gegeben, z. B. in Hyperämie und Anämie eines Sinnesnerven oder eines Sinnescentrums, in dem Vorhandensein einer Geschwulst, die auf diese Theile drückt u. s. w.

Aus den vorstehenden Darlegungen über die Reize der Sinnesorgane geht hervor, dass jede Erregung eines Theiles eines bestimmten Sinnesapparates stets das Zustandekommen derselben specifischen Wahrnehmung bedingt. Es ist gleichgültig, ob das Centralorgan direkt, oder ob der Leitungsnerv, oder ob das periphere Sinnesorgan gereizt wird.

Es kommen dadurch und auch durch gewisse Stoffwechsel- und Ernährungsvorgänge in den Sinnesapparaten Zustände des Nerven zu Stande, welche dieselben Empfindungen erregen, wie die äusseren Reize. Keine äussere Ursache kann eine andere Art des Empfindens hervorrufen, als dies die Zustände der Nerven zu Stande bringen können.

Anhangsweise sei noch bemerkt, dass die Sinnesorgane resp. die

Organe, welche der Sitz des Nervenendapparates sind, z. B. das Auge, die Schleimhaut der Regio olfactoria u. s. w., auch noch mit Empfindungsnerven für Kälte, Wärme, Druck u. s. w. ausgestattet sind. In Folge des Vorhandenseins dieser Nerven kommen naturlich bei Einwirkung von Reizen auf das Sinnesorgan bestimmte Empfindungen zu Stande, die aber nicht mit den specifischen Sinnesempfindungen, für deren Vermittelung das betreffende Organ vorhanden ist, verwechselt werden dürfen.

Psychophysik. Das Zustandekommen einer Sinnesempfindung und die Intensität derselben hängt wesentlich von der Stärke des einwirkenden Reizes ab. Die Lehre, welche diese Verhältnisse behandelt, wird als Psychophysik bezeichnet. Die 2 Grundregeln dieser Lehre lauten, dass eine Emfindung von bestimmtem Character an Intensität wechseln kann, ohne den Character zu verlieren (s. vorn) und dass die Intensitat der Empfindungen mit der Zunahme der Reizstärke und zwar proportional dem Reizzuwachs zunimmt. Wenn der homologe Reiz, welcher auf ein Sinnesorgan einwirkt, eine gewisse Stärke nicht erreicht, dann kommt keine Sinnesempfindung zu Stande; ganz schwache Reize sind also unwirksam. Der geringste Grad der Reizstärke, bei welchem bereits eine Empfindung zu Stande kommt, stellt die Reizschwelle dar. Dieses Reizminimum veranlasst das Empfindungsminimum, die Schwelle, resp. den kleinsten Schwellenwerth der Empfindung. Dem Reiz- und dem Empfindungsminimum gegenüber steht das Reiz- und Empfindungsmaximum.

Wenn das Reizmaximum, welches das Empfindungsmaximum erregt, überschritten, wenn also das Reizultramaximum erreicht wird, sodass die Reize (Licht, Schall, Wärme, Druck u. s. w.) übermässig stark einwirken, dann kommt nicht mehr die specifische Sinnes-, sondern eine andere und zwar in der Regel eine Schmerzempfindung zu Stande. Das Reizmaximum bezeichnet also das Ende der specifischen Reizbarkeit des Nerven, resp. des Endapparates, die Reizhöhe, den höchsten Schwellenwerth. Bei Einwirkung stärkerer Reize wird die Erregung der Nervenfasern im Gehirn auf die das Gemeingefühl vermittelnden Fasern übertragen; es findet der Vorgang der Irradiation, der Mitempfindung, der Uebertragung der Erregung von einem sensoriellen auf einen sensiblen Nerven statt; dies erklärt das Zustandekommen einer Schmerzempfindung trotz der Richtigkeit des Gesetzes von der specifischen Energie der Nerven. Unter Umständen bewirken zu starke Reize auch den Tod des betroffenen Nerven.

Die Schwellenwerthe sind abhäng von der Individualität, von der Art der Nerven und von allen Umständen, welche Einfluss auf die Nervenerregbarkeit haben. Der Gesichtsnerv ist erregbarer als der Hornerv und dieser erregbarer als der Gefuhlsnerv des Antlitzes (7 : 6 : 5) u. s. w.

Das Empfindungsminimum für den Raumsinn bestimmt man, indem man die Entfernung feststellt, in welchem 2 gleichzeitig einwirkende Reize noch gesondert empfunden werden; das der anderen Sinne wird in der Weise festgestellt, dass man

nach den kleinsten, wenn möglich specifischen Reizen sucht, die eben noch eine Empfindung von bestimmter Qualität auszulösen im Stande sind.

In der Breite der Empfindung zwischen dem Reizminimum und dem Reizmaximum nimmt, wie erwähnt, die Empfindung mit der steigenden Stärke des Reizes zu. Von der Schwelle ab muss der Reiz stets um einen bestimmten Bruchtheil seiner Grösse zunehmen, um einen soeben merklichen Unterschied in der Empfindung zu erzeugen (Weber'sches Gesetz). Diese eben merklichen Empfindungsunterschiede sind gleich gross; der eben merkliche Empfindungszuwachs ist also immer derselbe, wenn nur das Verhältniss zwischen dem Reizzuwachs und dem schon vorhandenen Reize dasselbe bleibt.

Die Empfindungen nehmen also um gleichviel zu, wenn die Reizgrössen in gleichen Verhältnisstheilen zunehmen. Beträgt z. B. die Reizzunahme stets ein Zehntel, dann findet stets dieselbe Empfindungszunahme statt. So tritt z. B. die Empfindung gleicher Helligkeitszunahme ein, wenn statt 10 Kerzen 11, statt 20 Kerzen 22, statt 30 33, statt 40 44, statt 50 55, statt 100 110 Kerzen ihr Licht auf das Auge einwirken lassen. — Fechner hat das Weber'sche Gesetz genau geprüft und dasselbe etwas anders formulirt. Er sagt: Die Empfindungszunahme ist derart, dass die Empfindungen nicht wie die absoluten Grössen der Reize, sondern annähernd wie die Logarithmen der Reizgrössen wachsen (Fechner's psychophysisches Gesetz). Eine Empfindung ist also proportional dem Logarithmus der durch ihren Schwellenwerth dividirten Reizgrösse. Die Grösse einer Empfindung kann aus der Grösse des Reizes und dem Schwellenwerth des letzteren berechnet werden. Sinkt die Grösse des Reizes unter die Schwelle, dann hört die Empfindung auf.

Die Richtigkeit der sogenannten psychophysischen Erfahrungsgesetze, deren physiologische Grundlagen im Bau und in den Functionen des Nervensystems liegen müssen, wird in neuerer Zeit vielfach bestritten. Wir verzichten auf die Besprechung der in dieser Richtung gemachten Einwände und auf die Darlegung der Bernstein-schen und Delboeuf'schen Theorien. Die psychophysischen Gesetze sollen einen Ausdruck dafür geben, wie die materiellen Veränderungen im Sinnesapparate sich der Seele mittheilen. Diese materiellen Veränderungen sind durch den äusseren Reiz veranlasst worden; sie äussern sich als Bewegungen, die den Reiz der Seele zuleiten. Alle Vorgänge, die zur sinnlichen Wahrnehmung führen, beruhen auf Bewegung. Auch in den Centralorganen herrscht ununterbrochen Bewegung, die durch Anstösse von aussen geändert werden kann.

Eine Aufgabe der Psychophysik ist auch, die Geschwindigkeit der Zuleitung der Empfindungsimpulse zum Centralorgane und die Reactionszeit der Empfindungen festzustellen. Als **Reactionszeit** bezeichnet man diejenige Zeit, welche vergeht, ehe auf einen Sinnesreiz hin eine beabsichtigte Bewegung ausgeführt werden kann. Die Reactionszeit wird in der Weise gemessen, dass der Experimentator das Moment der Erregung markirt und die Versuchsperson ein Signal über die erfolgte richtige Auffassung der stattgehabten Reizung geben lässt. Die Reactionszeit setzt sich aus folgenden einzelnen Momenten

zusammen: 1. Verarbeitung des Reizes im Sinnesorgan und dadurch erfolgte Erregung des Leitungsnervens; 2. centripetale Leitung im Nerven, die mit einer Geschwindigkeit von 62 *m* in der Secunde stattfindet; 3. centripetale Leitung in den Centralorganen (z. B. im Rückenmarke und im Gehirn bei Reizung von Tastnerven) bis zur Grosshirnrinde; 4. Erregung des Centralorganes und Umsetzung der Empfindungsimpulse in Bewegungsimpulse. Diese Vorgänge im Centralorgane setzen sich aus folgenden Momenten zusammen: a) Eintritt in's Bewusstsein (Perceptionsdauer), b) Erfassung durch die Aufmerksamkeit (Apperceptionsdauer), c) Entstehen des Willensimpulses; 5. centrifugale Leitung in den Centralorganen; 6. centrifugale Leitung im motorischen Nerven; 7. Auslösung der signalgebenden Muskelbewegung. Das Signal wird in der Regel mit der Hand gegeben. Die Grösse der Reactionszeit ist abhängig von der Individualität, von Uebung, Ermudung, Intensität des Reizes, Aussentemperatur u. s. w. Intensivere Reizung, gesteigerte Aufmerksamkeit, Uebung, Erwartung bekannter Eindrücke verkurzen, sehr starke Reize, schwer zu unterscheidende Objecte, Ermüdung, verlängern die Zeit. Die Verschiedenheit der Reactionszeit nach der Individualität wird ausgedrückt durch die sogenannte persönliche Gleichung.

Für den Tastsinn stellt man z. B. die Reactionszeit in der Weise fest, dass man die eine Hand electrisch reizt, während ein Finger der anderen Hand die stattgehabte Empfindung durch einen Druck zu erkennen giebt. Man nennt dies die Reactionszeit von Hand zu Hand; sie beträgt 0,1—0,2 Secunden. — Für die electrische Netzhautreizung ist die Reactionszeit bei gespannter Aufmerksamkeit 0,11, für andere Lichtempfindungen 0,15—0,22 Secunden, für den Schall 0,13—0,16, für die Tastempfindung je nach den Korperregion 0,1—0,2, für den Geschmackssinn 0,15—0,23, für den Geruchssinn 0,2—0.5 Secunden.

Wenn zwei verschiedene Eindrücke schnell nach einander psychisch erfasst werden sollen, dann ist natürlich eine gewisse Zwischenzeit, eine Pause zwischen beiden Einwirkungen nothwendig, wenn beide richtig erkannt werden sollen. Es ist eine Aufgabe der Psychophysik, diese Zwischenzeit, die sogenannte **kleinste Differenz**, für die einzelnen Sinnesorgane festzustellen. Man versteht also unter der kleinsten Differenz den kleinsten Zeitintervall, der zwischen zwei Sinneseindrücken liegen muss, wenn ihre zeitliche Lage zu einander richtig bestimmt werden soll.

Die kleinste Differenz beträgt beim Gehörsinn für das Knistern des electrischen Funkens 0,00200, für andere Gehörseindrücke bis 0,0075 Secunden. Für Netzhautbilder des electrischen Funkens ohne Bewegung beträgt sie, wenn dieselben verschiedene Stellen der Netzhaut treffen, 0,044 Secunden, während sie sehr variabel sind, wenn die Bilder dieselbe Netzhautstelle treffen. —

Diese Betrachtung über die kleinste Differenz führt uns zur Feststellung der Thatsache, dass die Sinnesorgane nicht allein befahigt sind, uns die verschiedenen Qualitäten und Intensitaten der betr. Empfindungen zum Bewusstsein zu bringen, sondern dass sie uns auch Aufschluss über die Zeitintervalle geben können, die z. B. zwischen zwei Tönen, zwischen

zwei Farben und dergleichen Empfindungen liegen. Jedes Sinnesorgan ist also noch mit der Fähigkeit des Zeitsinnes ausgerüstet.

Die **Vorstellungszeit** Wir verstehen darunter nicht, wie man annehmen sollte, die zur Entwickelung der Vorstellung des Objectes nothwendige Zeit, sondern vielmehr denjenigen Zeitraum, der vom Beginn der Einwirkung des Reizes ablaufen muss, bis eine richtige Vorstellung zu Stande kommt. Es ist also z. B. die Zeit, während welcher das Netzhautbild eines Objectes auf der Retina ruhen muss, damit eine richtige Vorstellung von dem Objecte zu Stande kommt. Man spricht ferner von Willenszeit, Unterscheidungszeit u. s. w. Bei der Reactionszeit handelt es sich nur darum, auf eine Sinnesempfindung z. B. eine Druck-, Hör- oder Sehempfindung zu reagiren, während bei der Vorstellungszeit es darauf ankommt, auf eine ganz bestimmte Empfindung, z. B. auf den Laut des Vocals *i* im Gegensatze zu Vocal *o* zu reagiren. Die Seele muss also zwischen verschiedenen Gehörs-, Farbenempfindungen und dergleichen unterscheiden. Die Vorstellungszeit wird also länger sein. Den Zeitzuwachs zur gewöhnlichen Reactionszeit nennt man die Unterscheidungszeit. Ueber die Vorstellungszeit wird bei Abhandlung der einzelnen Sinne noch berichtet werden.

Die **Aufmerksamkeit**. Wie oben schon erwähnt wurde, ist zum Zustandekommen einer sinnlichen Wahrnehmung nothwendig, dass die Aufmerksamkeit auf dieselbe gerichtet ist. Ist dies nicht der Fall, dann kommt keine Sinnesempfindung zu Stande; es entsteht wohl ein Bild auf der Retina, aber die Thatsache kommt nicht zum Bewusstsein. Demnach lasst das Individuum erst durch die Aufmerksamkeit die Eindrücke in's Bewusstsein treten.

Der Vorgang die Aufmerksamkeit auf einen Gegenstand oder einen Vorgang lenken, ist ein centraler Vorgang willkürlicher Natur. Die Wirkung der Aufmerksamkeit erstreckt sich also nicht auf das periphere Sinnesorgan und ruft in demselben keine Veränderungen hervor; sie äussert sich vielmehr nur im Centralorgane. Die bei dem genannten Vorgange im Centralorgane ablaufenden Veränderungen werden, wie erwähnt, willkürlich veranlasst. Der Vorgang, »die Aufmerksamkeit auf etwas lenken«, kann quantitativ sehr erheblich schwanken; die Aufmerksamkeit kann stärker oder schwächer auf einen Vorgang gerichtet sein. Man kann mit höchst gespannter Aufmerksamkeit sehen oder hören, man kann dies aber auch mit geringerer Aufmerksamkeit. Die Thatigkeit der betreffenden Centralorgane wird also in Folge des Aufmerksamseins mehr oder weniger angestrengt und dabei werden grössere oder kleinere Veränderungen im Nervensystem hervorgerufen. Bei sehr gespannter Aufmerksamkeit ist die Reactionszeit der Empfindungen sehr kurz; bei verminderter Aufmerksamkeit und bei Einwirkung zerstreuender Sinneseindrücke wird die Reactionszeit erheblich verlängert. — Die Aufmerksamkeit kann nicht lange auf derselben Höhe erhalten werden; sie schwankt vielmehr auf und ab. — Sie kann nach verschiedenen Richtungen gewendet sein, sie kann sich dem Gesichts-,

dem Gehör-, dem Geruchssinne u. s. w. zuwenden. Dies geschieht dadurch, dass verschiedene Bezirke des centralen Nervensystems in Thätigkeit versetzt werden. Hiermit kann das Individuum beständig wechseln, es kann die Aufmerksamkeit von gewissen Eindrücken ab- und anderen zulenken. Es gelingt allerdings nicht, dieselbe von besonders intensiven Eindrücken abzulenken.

Die verschiedenartige Aufmerksamkeit, das Ablenken derselben von gewissen Eindrücken zu anderen und dergleichen ist die Ursache davon, dass von den vielen Sinneseindrücken, welche ununterbrochen Mensch und Thier treffen, wenige, oder wenn die Aufmerksamkeit gar nicht besteht, unter Umständen gar keine zum Bewusstsein kommen. Würden alle auf uns einwirkenden Eindrücke sich zu sinnlichen Wahrnehmungen gestalten und in's Bewusstsein treten, dann würde das Leben zu einer unerträglichen Qual werden.

Die Aufmerksamkeit öffnet gewisse Bahnen im Centralorgan für die Leitung der Erregung und schliesst andere Sie sorgt dafür, dass das Empfangsorgan (das Erfolgsorgan) sich im erhöhten Erregungszustande befindet, wenn der durch die Leitungsbahnen transportirte Reiz ankommt. Demnach muss die Aufmerksamkeit schon vor dem Eintritte des Reizes nach der betreffenden Richtung erweckt sein, damit das Centralorgan für die betreffenden Sinneseindrücke vorbereitet ist. Exner vergleicht ihre Aufgabe mit der eines Weichenstellers auf einem Schienennetze. Die Aufmerksamkeit sorgt — in Durchführung dieses Vergleichs — dafür, dass gewisse Empfindungstransporte die Kreuzungsstellen ungehindert passiren, während andere zurückgehalten werden und wieder andere die Kreuzungsstellen in neuen Kombinationen durchsetzen.

Die Aufmerksamkeit kann nicht allein den Empfindungs- und den Bewegungsimpulsen zugewandt sein — wie dies bei den Versuchen behufs Feststellung der Reactionszeiten gleichzeitig der Fall ist — sondern sie kann auch auf die Gedächtnissbilder und die Denkoperationen, welche mit den Gedächtnissbildern ausgeführt werden, gerichtet sein. Auch das Zustandekommen von Gedächtnissbildern ist wesentlich von der Aufmerksamkeit abhängig. Je gespannter die Aufmerksamkeit ist, um so fester haften die Gedächtnissbilder.

Der **zeitliche Verlauf der Empfindungsimpulse** ist bei den verschiedenen Sinnen verschieden. Bei den durch einen constanten Reiz hervorgerufenen Gesichts-Empfindungen beobachtet man ein allmähliches Ansteigen der Empfindungen bis zu einem Maximum und ein darauf folgendes langsames Sinken der Erregung. Das Absinken der Erregung erfolgt langsamer als das Ansteigen derselben. Bei den Tonempfindungen kommt auch die volle Intensität des Tones erst nach einiger Zeit zu Stande; das Stadium des Absinkens fehlt. Ebenso verhält es sich mit den Geschmack- und Geruchsempfindungen. Bei den Empfindungen von Geräuschen und Tastreizen wird weder ein Ansteigen noch ein Absinken beobachtet. Diese Eigenthümlichkeiten in dem zeitlichen Verlaufe der Empfindungen finden ihre Ursache in dem Bau und den

sonstigen Besonderheiten der peripheren Sinnesorgane, nicht in dem Centralorgane.

Nachempfindungen. Wenn durch einen adäquaten Reiz durch Erregung eines Sinnesorganes eine Sinnes-Empfindung hervorgerufen wird, dann erlischt diese oft nicht sogleich mit dem Aufhören der Reizwirkung; sie überdauert vielmehr die letztere. Derartige Erscheinungen bezeichnet man als Nachempfindungen. Dahin gehören z. B. die optischen und acustischen Nachbilder. Das Zustandekommen der Nachempfindungen beruht bei den verschiedenen Sinnen auf verschiedenen Ursachen (s. daselbst).

Subjective Empfindungen. Diejenigen Empfindungen, welche nicht durch Einwirkung äusserer Reize auf den Sinnesapparat, sondern vielmehr durch innere, somatische Ursachen (s. S. 859) zu Stande kommen, bezeichnet man als subjective Empfindungen. Die somatischen Ursachen sind in gewissen im Körper gegebenen Reizen zu suchen, die erregend auf einen Theil des Sinnesapparates einwirken, z. B. in krankhaften Vorgängen, die in einem Abschnitte des Sinnesapparates (Endorgan, Nerv oder Centralorgan) oder in dessen Nachbarschaft ablaufen (Hyperämien, Blutungen, Anämien, Entzündungen u. s. w.) oder in Krankheitszuständen, die in diesen Organen oder in ihrer Umgebung bestehen (z. B. Geschwülste, Verkalkungen und Verhärtungen in den umgebenden Geweben und dergleichen). Die Erregung, welche derartige innere Ursachen im Sinnesapparat hervorrufen, führt nach dem Gesetze der specifischen Energie zu einer specifischen Sinneswahrnehmung, der subjectiven Empfindung (s. oben). Treten die subjectiven Empfindungen in sehr hohem Grade auf, dann spricht man von Hallucinationen. Diese beruhen jedenfalls auf krankhaften Reizungen der psychosensoriellen Centren der Gehirnrinde resp. auf erhöhter Reizbarkeit derselben. Sie stellen Sinneswahrnehmungen dar, die in das Bewusstsein treten und nach aussen projicirt werden, ohne dass die entsprechende Erregung der Apparate statthatte. Beispiele: Es werden Gestalten gesehen, die nicht vorhanden sind, Stimmen gehört, die nicht ertönen u. s. w.

Illusionen. Wenn die Sinnesorgane sich in einem krankhaften Reizzustande (Hyperästhesie etc.) befinden, dann kommt es vor, dass die gewöhnlichen äusseren Reize bedeutend stärkere und andere Empfindungen hervorrufen, als dies normaliter der Fall ist. Man spricht dann von Illusionen. Das Klopfen an die Thür wird als ein Schuss, das Rollen eines Wagens als das Donnern beim Gewitter gehört u. s. w. Die Illusion ist also eine psychische Modification einer wirklich vorhandenen Empfindung, bei welcher die Sinneswahrnehmung, die natürlich objectivirt wird, dem einwirkenden Reize in Bezug auf seine Stärke und dergleichen nicht entspricht. Die Illusionen und Hallucinationen fallen in das Gebiet der Sinnestäuschungen. Das Nähere über diese Erscheinungen gehört in das Gebiet der Pathologie.

Idiosynkrasien. Derselbe Reiz wirkt bei verschiedenen Individuen oft recht verschiedenartig auf das Sinnesorgan ein, wir sprechen danach

von einer individuell verschiedenen Geschmacksrichtung, Geruchsrichtung u. s. w. Hierauf beruhen die sogenannten Idiosynkrasien. Jäger unterscheidet die der Thierart, den Rassen, den Völkern und den Geschlechtern zukommenden stabilen und die von augenblicklichen individuellen Lebenszuständen (Alter etc.) und Affekten abhängigen labilen Idiosynkrasien.

Die Idiosynkrasien beruhen nach Jäger beim Geruch und Geschmack auf Relationen zwischen dem Dufte (den in der Säftemasse sich bewegenden, flüchtigen Stoffen) des consumirenden und des zu verzehrenden resp. des zu riechenden Objectes. Je nachdem entsteht das Gefühl der Lust oder Unlust; die erstere beruht auf rhytmischen, die letztere auf arhythmischen Lebensbewegungen.

Schärfe der Sinne. Bei den Thieren sind die Sinne oft schärfer als beim Menschen, namentlich ist dies oft mit dem Seh-, Hör- und Geruchssinne der Fall. Dagegen scheinen der Gefühls- und der Geschmackssinn bei den Thieren weniger entwickelt zu sein als beim Menschen. Die durch den Gehörs- und Geruchssinn vermittelten Empfindungen sind die schärfsten und schaffen die besten Erinnerungsbilder. Die wild lebenden Thiere haben schärfere Sinne als die gezähmten; dies beruht hauptsächlich darin, dass sie ihre Sinnesapparate mehr üben. Uebung steigert die Schärfe der Sinne, lange Ruhe und Nichtgebrauch der Sinnesorgane schwächt sie ab. Bei den gezähmten, in Ställen und dergleichen lebenden Thieren werden die Sinnesorgane weniger gebraucht, weniger geübt, als dies bei wilden Thieren der Fall ist. Dies führt allmählich zu gewissen anatomischen und physiologischen Aenderungen, welche erblich werden und auf die Nachkommen übergehen. Es schadet aber nicht allein zu lange Ruhe und Unthätigkeit der Sinnesorgane, sondern auch die zu lange und ununterbrochene Thätigkeit. Diese führt ebenfalls zur Abschwächung und Abstumpfung der Sinne, wenn die nöthigen Erholungspausen fehlen. Auch diese durch übermässigen Gebrauch entstandenen anatomischen Veränderungen können erblich werden, wie z. B. die Kurzsichtigkeit. Eine gewisse Summe von Ruhe ist für die Sinnesapparate unbedingt nothwendig, wenn sie normal functioniren sollen. Die Ruhe schafft die Erholung. Fehlen die Erholungspausen, dann tritt Erschöpfung ein. Die beste Erholung finden die Sinnesapparate während des Schlafs.

Eine eigenthümliche Erscheinung findet man noch in der sogenannten Ergänzung der Sinne. Der Ausfall oder die mangelhafte Entwicklung eines Sinnes ist häufig die Ursache davon, dass die anderen Sinne um so schärfer werden. So riechen und hören z. B. blinde Hunde ausserordentlich gut. Diese Thatsachen finden ihre Erklärung zweifellos auch in der Uebung. Das blinde oder taube Thier spannt die anderen Sinne mehr an, um den bestehenden Ausfall zu decken.

Die Sinne der Neugeborenen. Die Sinnesempfindungen der neugeborenen Thiere und Menschen besitzen jedenfalls noch nicht den Grad von Schärfe, den sie beim Erwachsenen erreichen; namentlich ist zu beobachten, dass die Vorstellungen noch sehr unvollkommen sind. Die neugeborenen Thiere haben allerdings meist

schon den vollen Gebrauch, wenn auch nicht die volle Schärfe aller ihrer Sinne. Nur die Hunde und Katzen können in den ersten Wochen nicht sehen. Sie hören wahrscheinlich auch schlecht, weil die Röhre der Ohrmuschel, die zum Gehörgange führt, noch sehr eng ist. Das Tastgefühl ist bei neugeborenen Menschen stark, das Schmerzgefühl schwach entwickelt. Geruch und Geschmack werden oft verwechselt. Die Neugeborenen sehen sofort nach der Geburt und hören vom zweiten Tage ab. Accomodationsbewegungen finden erst 4—5 Wochen und Farbenunterscheidungen erst 4 Monate nach der Geburt statt. Ob die Neugeborenen Muskelempfindungen haben, ist zweifelhaft. Geschmacksempfindungen sind schon beim Fötus nachgewiesen worden; ebenso besitzt derselbe Gefühlswahrnehmungen. Die Geruchsempfindungen treten aber erst nach der Geburt auf.

Nutzen der Sinne. Die Sinne dienen zur Selbsterhaltung und zur Erhaltung der Gattung, sie dienen zum Suchen und Prüfen der Nahrung, zur Unterscheidung des Zuträglichen und Nothwendigen vom Gefährlichen und Nachtheiligen; sie klären die Thiere über die Vorgänge der Aussenwelt auf und ermöglichen den wirksamen offensiven und defensiven Kampf ums Dasein u. s. w. Es sind namentlich auch die Gemeingefühle, abgesehen von den höheren Sinnen, die dem Kampfe ums Dasein dienen; durch sie wird die wichtige Regulation der Thätigkeit der einzelnen Organe, der Schutz vor dem Erkranken und Sterben ermöglicht; in ihnen wurzelt der Trieb zur Nahrungsaufnahme, zur Begattung u. s. w.

Eintheilung der Sinnesempfindungen. Früher sprach man nur von fünf Sinnen: Geruch, Geschmack, Gesicht, Gehör und Gefühl. Gegenwärtig kennt man eine viel grössere Anzahl von Sinnen. Ausser dem Geruchs-, Geschmacks-, Seh- und Hörsinn spricht man vom Tastsinn, Drucksinn, Raumsinn, Zeitsinn, Temperatursinn, Kraftsinn, Gleichgewichtssinn u. s. w. Man hat die Sinne eingetheilt in Nahesinne (Geschmack, Tastsinn, Drucksinn und dergleichen) und in Fernsinne (Geruchs-, Gehör-, Sehsinn), in höhere und niedere, in differente und indifferente u. s. w. Man unterscheidet auch intensive Empfindungen und extensive Empfindungen und rechnet zu ersteren die Licht-, Schall-, Geruchs-, Wärme-, Druck-, Schmerz- und gewisse Geschmacksempfindungen und zu den extensiven die Empfindungen von der räumlichen Ausdehnung, den Raumsinn. Eine Eintheilung hat sich bis heute erhalten, nämlich die Eintheilung in Gemeingefühle und eigentliche Sinnesempfindungen. Zu den eigentlichen Sinnesempfindungen rechnet man die Empfindungen des Seh-, Hör-, Riech-, Schmeck-, Tast-, Druck- und Temperatursinnes. Alle anderen Empfindungen werden den Gemeingefühlen zugezählt.

2. Die Gemeingefühle.

Von

Ellenberger.

Die Sinnesapparate im engeren Sinne orientiren uns über die in der Aussenwelt ablaufenden Vorgänge. Die übrigen sensiblen Nerven, welche nicht zu den eigentlichen Sinnesapparaten als Leitungsorgane gehören, vermitteln aber auch Sinneswahrnehmungen und sind demnach in weiterer Auffassung ebenfalls als Sinnesnerven zu bezeichnen. Sie orientiren das Centralorgan gewöhnlich nur über Vorgänge, die innerhalb des Körpers ablaufen und nur selten über Vorgänge in der Aussenwelt. Die Reize dieser Nerven sind also meist im Körper gegeben und sonach als somatische zu bezeichnen. Bekanntlich sind alle Theile des Körpers mit sensiblen Nerven ausgestattet; alle Theile sind also empfindlich, selbst die Zähne (als Tastorgane beim Kauen), die Knochen, Gelenke, Sehnen u. s. w. Alle diese Theile vermitteln also gewisse Wahrnehmungen, gewisse Empfindungen, die den Sinnesempfindungen mehr oder weniger gleichzustellen sind. Sowohl die gewöhnlichen physiologischen Vorgänge und Zustände, als auch besondere Einwirkungen, die auf die einzelnen Gewebe, Zellen und Organe statthaben, besondere, abweichende Vorgänge, die in ihnen ablaufen und dergleichen erregen ihre sensiblen Nerven und veranlassen besondere Gefühle und Empfindungen, die Gemeingefühle. Bewusste oder unbewusste Schlüsse resp. Vorstellungen sind auch mit diesen Empfindungen verbunden.

Ausnahmsweise können die Gemeingefühle auch durch äussere Eindrücke entstehen, z. B. wenn diese auf unrichtige Organe stattfinden, oder wenn sie so stark sind, dass nicht blos die Endorgane, sondern auch der Nerv selbst gereizt wird (beim Schmerz) oder wenn die Erregungsleitung zum Centrum in unrichtiger Weise stattfindet, sodass Nebenwirkungen entstehen, oder wenn Uebertragungen im Centralorgane statthaben u. s. w. Gewisse Gemeingefühle finden sogar ihre Ursache normaliter in äusseren Reizen, z. B. das Wollustgefühl bei der Begattung (durch die Reibung des Penis an der Vagina und Vulva), der Drang zum Kothen (durch den Druck des angesammelten Kothes), das Kitzel-, Schauder-, Juckgefühl und dergleichen.

Mögen die Empfindungen, die wir Gemeingefühle nennen, nun veranlasst sein durch Vorgänge und Zustände im Körper oder durch Ein-

wirkungen von aussen, in jedem Falle findet durch die Vorstellungen, die sich an diese Empfindungen knüpfen, keine Objektivirung, kein Zurückbeziehen auf die Aussenwelt statt. Bei den echten Sinnesempfindungen werden die Ursachen ihrer Entstehung stets in Aussendingen, die dem eigenen Ich gegenüberstehen, gesucht. Die Gemeingefühlsempfindungen werden aber stets auf das eigene Ich bezogen, sie bleiben stets subjectiv und werden von der Seele als ein »veränderter Zustand des Bewusstseins« aufgefasst. Die Gemeingefühle unterscheiden sich noch von den echten Sinnesempfindungen dadurch, dass bei letzteren die Stärke des Reizes genau die Stärke der Empfindung und dass die Dauer der Reizeinwirkung die Dauer der Empfindung bedingt, während in beiden Richtungen bei den Gemeingefühlen eine geringere Feinheit und grössere Unregelmässigkeit herrscht. — Die Gemeingefühle treten oft sehr verspätet (also nicht mit der Reizeinwirkung) ein und überdauern die Reizwirkung oft sehr bedeutend.

Zu den Gemeingefühlen des Menschen rechnet man die Ernährungsgefühle (Hunger, Durst, Lufthunger), das Gefühl der Sättigung, des Geschlechtstriebes, der Wollust, des Kitzels und des Schauders, das Schmerzgefühl, den Kraftsinn mit dem Muskel- und Anstrengungsgefühl, das Gefühl des Wohlbehagens und Unbehagens, das Gefühl der Freude, der Trauer, der Angst, des Juckens, des Harn- und Stuhldranges, die Gleichgewichtsempfindung, das Schwindel-, Ekel-, Müdigkeitsgefühl, den Instinkt, den Zeitsinn, das Gefühl der freien und beengten Athmung u. s. w. Einige Autoren rechnen auch die Hautsinne, den Druck-, Temperatur- und Raumsinn hierher. Dies ist aber unrichtig. Die Tast- und Temperaturnerven sind echte Sinnesnerven. Die durch sie vermittelten Empfindungen werden objectivirt u. s. w. Auch der Muskelsinn dürfte aus den Gemeingefühlen auszuschalten und den echten Sinnen zuzuzählen sein; ebenso liegt dies wohl mit dem Gleichgewichtssinne.

Zweifellos haben nicht nur die Menschen, sondern auch die Thiere Gemeingefühle. Viele derselben sind an dem Benehmen der Thiere deutlich erkennbar. Unsere Kenntnisse über diese Gefühle beziehen sich allerdings wesentlich auf die an Menschen gemachten Beobachtungen.

Die **nervösen Apparate der Gemeingefühle.** Bei den echten und höheren Sinnesempfindungen sind die als Vermittler der sinnlichen Wahrnehmungen dienenden Apparate genau bekannt. Ganz anders liegen dagegen die Verhältnisse in Bezug auf die Gemeingefühle. Für viele derselben kennen wir weder die Nerven, noch die Bewusstseinscentren, noch die peripheren Endorgane. Ja für viele derselben ist nicht einmal die erregende Ursache, also die Einwirkung, welche das betreffende Gefühl hervorruft, bekannt. Nur für einige Gemeingefühle kennen wir allerdings sowohl die vermittelnden Nerven als die erregenden Ursachen.

Das Gefühl von Kitzel (s. u. Gefühlssinn) und Schauder scheint

an die Erregung gewisser Hautbezirke gebunden zu sein (leise Berührung der Lippengegend und der Nasenöffnungen, der Achselgegend, der Fusssohle, leise Berührung der Rückenhaut mit kalten Gegenständen u. s. w.). Diese Gefühle entstehen aber auch als Begleiterscheinungen anderer Empfindungen (bei hohen, schrillen Gehörseindrücken, z. B. Kratzen mit einem Messer auf Glas, Reiben auf Sand, bei sauren Geschmacksempfindungen u. dgl.). Offenbar findet bei diesen Empfindungen in den Centralorganen eine Uebertragung auf besondere Gebiete, welche für die Kitzel- und Schauderempfindungen bestimmt sind, statt. Diese Uebertragungen gleichen denen der Reflexe, der Mitbewegungen und Mitempfindungen. — Das Juckgefühl wird durch Hautnerven vermittelt. Das Ekelgefühl entsteht sowohl bei fauligen Geschmacks- und üblen Geruchseindrücken als auch bei Reizungen der Rachenhöhlen- und der Magenschleimhaut. Wollustgefühle treten ein bei Reizungen der Genitalnerven. Das Kraft-, das Anstrengungs- und Ermüdigungsgefühl beruht in gewissen Erregungen der sensiblen Muskelnerven, das Gleichgewichtsgefühl vermittelt der N. acusticus durch gewisse Einwirkungen auf seine Enden in den Canaliculi semicirculares; auch die sensiblen Hautnerven und der N. opticus stehen in Beziehungen zu diesem Gemeingefühle. Das Schwindelgefühl beruht auf gewissen Erregungen des N. acusticus oder der Bewegungsnerven des Auges oder des N. opticus; die Gefühle des Harndrangs und des Drangs zur Kothentleerung finden ihre Ursache in der Erregung bekannter Nerven (s. S. 421 und S. 753), auch über die Vermittler des Geschlechtstriebes ist Einiges bekannt (s. die Kapitel »Pubertät« und »Brunst«). Aus Vorstehendem ist ersichtlich, dass man über die nervösen Vermittler gewisser Gemeingefühle einige, wenn auch unvollkommene Kenntnisse hat. Sehr wenig weiss man von den nervösen Apparaten, die das Hunger- und Durstgefühl und das Gefühl der Sättigung vermitteln. Das Gefühl von Hunger und Durst tritt ein bei Mangel an gewissen Stoffen im Körper, während bei dem Vorhandensein einer genügenden Menge derselben das Gefühl der Sättigung besteht. Das Hungergefühl macht sich zunächst durch gewisse Gefühle in der Magengegend, die offenbar durch das Leersein des Magens veranlasst werden, bemerklich. Füllt man nun den Magen und zwar versuchsweise mit unverdaulichen Dinge, dann verschwindet das Hungergefühl, aber nur vorübergehend. Bald kehrt es trotz der Magenfüllung wieder. Nur, wenn eine genügende Menge von Nährstoffen in das Blut (durch Resorption etc.) eingebracht wird, verschwindet das Hungergefühl dauernd. Das dauernde Hungergefühl ist sonach nicht von den Magennerven (N. vagus) abhängig; es dürfte vielmehr centralen Ursprunges sein; vielleicht wirkt die Blutbeschaffenheit direct auf das Hungercentrum ein. Dafür spricht auch, dass nach dem Durchschneiden des N. vagus und glossopharyngeus das Hungergefühl nicht verschwindet.

Beim Durstgefühle liegen ganz ähnliche Verhältnisse vor. Dasselbe geht einher mit gewissen Empfindungen (Empfindung von Trocken-

heit u. s. w.) in der Schleimhaut der Mund- und Rachenhöhle und des Schlundes. Ein Anfeuchten dieser Schleimhautstellen bringt das Durstgefühl nur vorübergehend zum Schweigen. Auch nach dem Durchschneiden des Trigeminus, Glossopharyngeus und Vagus, derjenigen Nerven, welche die centripetale Erregungsleitung von den genannten Stellen besorgen, bleibt das Durstgefühl bestehen. Demnach muss dasselbe ebenfalls centralen Ursprunges sein. Dass Durst- und Hungercentra vorhanden sind, dürfte auch daraus hervorgehen, dass bei gewissen Erkrankungen der Centralorgane eine Steigerung oder eine Minderung oder eine qualitative Aenderung dieser Gefühle eintritt. Ueber den Lufthunger ist man in Bezug auf die Centralorgane, welche diese Empfindung vermitteln, genau orientirt (s. das Kapitel Athmung). Ueber die nervösen Vermittler der sonstigen Athmungsgefühle, der freien und beengten Athmung, ist nichts Sicheres bekannt. Ebenso wenig weiss man über die nervösen Organe, welche das Gefühl der Freude, der Trauer, der Angst, des Wohlbehagens, Unbehagens u. s. w. hervorrufen. Durch den Seh- und Hörnerv kann z. B. das Angstgefühl hervorgebracht werden. Ob diese Nerven aber auf ein besonderes Centrum einwirken, oder welche sonstigen Verhältnisse vorliegen, ist unbekannt. Das Schmerzgefühl scheint durch alle sensiblen Nerven vermittelt zu werden. Die Nerven der instinctiven Gefühle sind unbekannt u. s. w.

Ueber die sonstigen Verhältnisse, die Erscheinungen der Gemeingefühle u. dergl. wollen wir uns nicht näher auslassen. Es sind subjective Empfindungen, die nicht näher beschrieben werden können und die individuell sehr verschieden sind. Ueber eine Anzahl der Gemeingefühle ist an anderer Stelle bereits gesprochen worden, so über Hunger, Durst, Gleichgewichtssinn, Muskelsinn u. s. w. An dieser Stelle sollen nur noch einige Bemerkungen über den Instinkt, den Schmerz, das Muskelgefühl und den Kraftsinn gemacht werden.

Der Instinkt. Wir bezeichnen die Handlungen der Thiere, die nicht die Folge einer Ueberlegung, aber trotzdem zweckmässig sind, als instinktive. Die Zweckmässigkeit ist vorhanden, das Zweckbewusstsein fehlt. Sie gleichen in dieser Richtung den Reflexvorgängen und gewissen Bewegungen enthirnter Thiere. Der Instinkt, der übrigens bei neugeborenen Thieren bereits vorhanden, aber weniger ausgebildet ist als bei Erwachsenen, besteht in unklaren Vorstellungen von Bedürfnissen des Individuums und der Gattung, denen das Bestreben entspringt, sich das Zweckmässige anzueignen und das Schädliche fern zu halten. Der Instinkt ist jeder Thiergattung eigenthümlich. Er repräsentirt die Summe der Erfahrungen, welche die Vorfahren im Kampfe ums Dasein gemacht haben. Die dadurch erworbene Kenntniss des Schädlichen und Unschädlichen ist durch Vererbung auf die Nachkommen übergegangen, so dass diese schon bei der Geburt

die betreffende Kenntniss haben und zweckmässige Handlungen unwillkürlich vornehmen. Die Zweckerkenntniss der Handlungen bleibt ihnen aber unbewusst.

Es ist zweifellos, dass manche Handlungen als instinktive betrachtet werden, die das Resultat **individueller Erfahrung und Ueberlegung** sind und die in Folge gewisser Sinneswahrnehmungen, nach dem Beriechen, Besehen, Betasten u. s. w. der Gegenstände, hervortreten. — Usuell nennt man eben alle **scheinbar** unwillkürlich und unüberlegt erfolgende Handlungen instinktive, mögen sich auch einige derselben aus körperlichen Eigenschaften und geistigen Fähigkeiten, speciell aus Erfahrung und Verstand erklären lassen. Dass es aber wirklich instinktive Handlungen giebt, beweist das soeben geborene Thier, welches nach dem Euter sucht.

Nach dem Sprachgebrauch werden auch viele **reflectorische** Vorgänge instinktmässige Handlungen genannt. Man spricht sonach von instinktivem Augenschliessen, instinktivem Abwehren (im Schlafe), instinktivem Ausspeien und dergleichen.

Organe des Instinkts. Die Fähigkeit für die Vornahme der instinktmässig eintretenden Handlungen ist offenbar an das Vorhandensein und die Ausbildung gewisser nervöser Apparate geknüpft, die im Kampfe ums Dasein allmählich entstanden und auf dem Wege der Vererbung befestigt worden sind. **Wie jedes Organ nur durch Thätigkeit und Uebung leistungsfähig bleibt, so auch die Organe des Instinkts.** Bei Thieren, welche viele Generationen hindurch die Organe des Instinkts nicht üben, tritt in Folge der Unthätigkeit eine Rückbildung derselben ein, der Instinkt wird unvollkommen. Der Instinkt ist ein Kampfmittel, das in Folge des Kampfes mit feindlichen Verhältnissen entstanden ist. Ruht der Kampf, dann wird das Kampfmittel stumpf.

Trägheit ist eine Generaleigenschaft aller thierischen Organe und Gewebe. Nur die Nothwendigkeit erzeugt die Thätigkeit und die Uebung. Sobald die Nothwendigkeit wegfällt, tritt die Neigung zur Trägheit in ihr Recht. So sehen wir, dass, während die stammverwandten wilden Thiere ausgezeichnete Instinkte besitzen, diese den Hausthieren vielfach fehlen. Die Pflege durch den Menschen hat die Nothwendigkeit des Kampfes nach manchen Richtungen beseitigt, dadurch ist Rückbildung der betreffenden nervösen Apparate eingetreten.

Nutzen des Instinkts. Da die instinktmässigen Handlungen als Ausflüsse bestimmter Functionen des Organismus resp. einzelner Organe erscheinen, so erfolgen sie gesetzmässig, den gegebenen inneren und äusseren Bedingungen entsprechend, und haben die Selbsterhaltung der Thiere zum Zweck. Daraus folgt, dass **die Instinkte gesunder Thiere stets zweckmässig sind.** Sie bewahren die Thiere vielfach vor dem Erkranken, befähigen sie, Schädlichkeiten, welche Krankheiten erzeugen können, zu vermeiden, und schützen sie vor der Aufnahme giftiger Pflanzen, schlechten, zu kalten, faulen Wassers, vor dem Ueberfressen u. s. w. Je mehr sich die Organe der Ueberlegung und des freien Willens ausbilden, je überflüssiger werden die instinktiven Handlungen. So führt der Mensch viele Handlungen mit Ueberlegung aus, welche beim Thiere instinktiv vorgenommen werden.

Der Schmerz. Derselbe wird durch die **sensiblen Nervenfasern**

vermittelt, Nervenfasern, die von den eigentlichen taktilen Nerven functionell geschieden werden müssen. Die sensiblen Nervenfasern laufen in den Bahnen des N. trigeminus, N. glossopharyngeus, N. sympathicus, N. vagus (in sehr beschranktem Masse) und in den dorsalen Wurzeln der Spinalnerven. Wie oben schon erwähnt, gilt für alle sensiblen Nerven, die in ihrem ganzen Verlaufe reizbar sind, das Gesetz der excentrischen Wahrnehmung. Deshalb wird jede Schmerzempfindung, auch wenn sie ihre Entstehung nicht im peripheren Endorgan des Nerven findet, doch auf dasselbe zuruckbezogen. So werden von Menschen, denen Glieder amputirt worden sind, noch Schmerzen in dem nicht mehr vorhandenen Gliede empfunden, wenn gelegentlich ein Reiz die Nervenstämme trifft.

Die bekannten Nervenreize, die mechanischen, thermischen, chemischen und electrischen Einwirkungen, können, sobald eine gewisse Reizstarke erreicht und das normale Reizmaximum überschritten wird, Schmerz erregen. Jedoch auch somatische Einflüsse, Entzündungen, Ernahrungsstorungen, Vermehrung des Gewebsdruckes und dergleichen, vermogen heftige Schmerzen zu erzeugen. Man beobachtet deshalb unter pathologischen Verhältnissen die heftigsten Schmerzempfindungen in Theilen, welche sonst relativ unempfindlich sind; so stellen sich zum Beispiel heftige Schmerzen ein in den Knochen und serösen Häuten bei Entzündungen, in den Muskeln bei der Trichinosis und gewissen spastischen oder tetanischen Zustanden, in der glatten Muskulatur des Darmes bei krampfhaften Contractionen und in der Uteruswand wahrend der Wehen.

Die Intensität des Schmerzes ist abhängig von der Zahl der getroffenen Nervenfasern, der Reizbarkeit der Nerven und des Centralorganes und von der Stärke und der Dauer der Einwirkung des Reizes. Durch besondere Empfindlichkeit sind ausgezeichnet der N. trigeminus und N. splanchnicus. Die Schmerzen bleiben selten längere Zeit auf derselben Höhe bestehen; in der Regel wechselt ihre Heftigkeit, so dass eine periodisch schwankende Zu- und Abnahme zu bemerken ist. Die Schmerzen sind zwar von der Stärke des Reizes bis zu einem gewissen Grade abhängig, sie wachsen aber mit zunehmender Reizstärke nicht in der genau zu bestimmenden Weise wie die sinnlichen Wahrnehmungen. Der Schmerz tritt auch nicht sofort mit der Einwirkung des Reizes, er tritt vielmehr verspätet (oft um mehrere Secunden) ein, eine Erscheinung, die bei sinnlichen Wahrnehmungen nicht vorkommt. Weiterhin uberdauert die Schmerzempfindung die Reizwirkung oft sehr bedeutend. Die Nachempfindungen sind also viel länger, als bei den sinnlichen Wahrnehmungen. — Die Reizbarkeit der Nerven hängt namentlich von Gesundheit und Krankheit ab; ein entzündeter Nerv besitzt eine enorm gesteigerte Schmerzempfindlichkeit. Die Schmerzempfindungen sind nicht in allen Fällen genau zu localisiren. Letzteres ist nur möglich bei peripherer, ganz circumscripter Einwirkung des Schmerz erregenden Reizes. Das Unvermögen der scharfen örtlichen Begrenzung ist denjenigen Schmerzen eigenthümlich, welche durch Erregung im Verlauf der Nerven entstehen oder bei Nerven mit

grossem, unzugänglichem Verbreitungsgebiete (Eingeweide) und bei schmerzhaften Reizungen im Bereiche des Sympathicus. Die Localisation sehr heftiger Schmerzen wird ausserdem sehr erschwert durch die oft vorkommende Ausstrahlung, Irradiation (s. vorn) derselben auf benachbarte Theile. Vielfach spricht man von verschiedenen Arten des Schmerzes und unterscheidet brennende, bohrende, stechende, ziehende, drückende, klopfende, nagende, reissende, zuckende, dumpfe und dergleichen Schmerzempfindungen. Ob dieselben jedoch elementarer Art sind oder nur verschiedene räumliche und zeitliche Vertheilungsarten der gleichen Empfindung darstellen, ist noch völlig unaufgeklärt.

Das Muskelgefühl und der Kraftsinn. Das Muskelgefühl giebt dem Körper über die Thätigkeit oder Unthätigkeit der Muskeln Aufschluss. Zur Vermittelung des Muskelgefühls dienen wahrscheinlich die sensiblen Nerven der Muskeln, welche, wie durch die Untersuchungen von C. Sachs nachgewiesen wurde, durch die hinteren Spinalnervenwurzeln austreten. Diese sensiblen Muskelnerven vermitteln auch den Kraftsinn (E. H. Weber), indem sie den Körper über den Grad der anzuwendenden Muskelcontraction zur Ueberwindung von Widerständen belehren. Der Kraftsinn vermag zwar keine absoluten Gewichtsgrössen festzustellen, wohl aber Gewichtsdifferenzen; er schätzt die relativen Gewichtsmengen. Die Bedeutung der sensiblen Erregungen ist experimentell durch Cl. Bernard mittelst Durchschneidung der dorsalen Spinalwurzeln, in deren Folge sich Störungen der Muskelthätigkeit (Ataxie) durch Störungen der Sensibilität einstellen, bewiesen worden. Weiterhin sprechen hierfür die Erfahrungen über die Sehnenreflexe und der Umstand, dass Glieder, welche wegen Kälte oder Druck auf den Nerven (Einschlafen) undeutlich empfinden, auch ungeschickt bewegt werden (Hermann).

Meynert vermuthet als cerebales Centrum des Muskelgefühls die motorischen Rindencentra. Hierfür spricht das Auftreten einer vollkommenen Ataxie, welche Landois und Eulenburg nach Zerstörung derjenigen Gebiete erzeugten, an denen die psychomotorischen Rindencentra der Extremitäten liegen.

Das Muskelgefühl wird vielfach vom Drucksinn der Haut und durch das Gefühl der Gelenke, der Knochen, der Fascien unterstützt. Das Muskelgefühl übertrifft den Drucksinn an Feinheit, da es Gewichtsdifferenzen wie 39 : 40 unterscheiden lehrt, während der Drucksinn nur 29 : 30 auseinanderhält (Landois). Das Muskelgefühl ist unabhängig vom Drucksinn. Der Mangel von Hautempfindungen schliesst keineswegs einen Verlust des Muskelgefühls in sich. Zur Prüfung des Muskelsinnes verwendete E. H. Weber Gewichte, welche, in einem Tuch fest zusammengebunden, um den zu prüfenden Theil (Unterarm, Unterschenkel u. s. w.) geschlungen wurden. Durch Beugen und Strecken der entsprechenden Gelenke bemüht sich der Untersuchte, die Grösse der Gewichte, und zwar sowohl hinsichtlich der Widerstandsdifferenzen (absolute Schwere der Gewichte) als auch des Widerstandsminimums (Wahrnehmung der schwächsten Belastung) zu bestimmen.

Nutzen der Gemeingefühle. Ueber den Nutzen der Gemeingefühle ist schon S. 867 und S. 872 gesprochen worden.

Die Lehre von dem Seelenleben der Thiere (Psychologie), vom Erkenntniss-, Gefühls- und Begehrungsvermögen, vom Gedächtniss, Verstand, Vernunft, Bewusstsein, Einbildungskraft, Vorstellungsvermögen, von den Affecten, vom Schlæf, von Bewegungsimpulsen u. s. w. gehört nicht in das Gebiet der Sinneslehre, sondern in die Lehre von den Functionen des Gehirns.

3. Die Hautsinne und die Physiologie der Haut.

Von

Edelmann.

Obgleich die Functionen der äusseren Haut verschiedenen Abschnitten der Physiologie angehören und zum Theil in diesen schon besprochen worden sind, so dürfte es sich dennoch empfehlen, bei der Mannigfaltigkeit und Wichtigkeit der Verrichtungen dieses Organes, dieselben an dieser Stelle zusammenfassend zu erwähnen und die an anderen Stellen nicht besprochenen einer eingehenden Betrachtung zu unterziehen.

Das Integumentum commune*) besteht beim Menschen und bei den Thieren aus zwei auf das Innigste mit einander verbundenen Schichten: der Subcutis (Unterhautzell-, Unterhautbindegewebe) und der Cutis (eigentliche Haut). Die letztere baut sich wiederum aus zwei in ihrer Struktur sehr verschiedenen Lagen: dem Corium (Lederhaut) und der Epidermis (Oberhaut) auf. Die Haut ist der Sitz von Haaren, Talg- und Schweissdrüsen und die Bildungsstätte gewisser epidermoidaler Schutzgebilde (Nägel, Klauen, Hufe, Horner). Da die genaue Histologie der Haut im histologischen Theile dieses Buches ausführlich beschrieben worden ist, so wird hier nicht darauf eingegangen werden. Nur wo besondere histologische Eigenthümlichkeiten in engen Beziehungen zu den Functionen der Haut stehen, werden dieselben Berücksichtigung finden.

A. Die Haut als äussere Bedeckung des Körpers und ihre plastischen Zwecke.

Die äussere Haut in ihrer Gesammtheit und mit ihren Anhangsprodukten bildet eine zusammenhängende Hülle um den ganzen Körper, welche nur durchbrochen wird von den natürlichen Körperöffnungen. Diese Hülle besitzt je nach der Thierart besondere Eigenthümlichkeiten, welche mit der Lebensweise und dem ganzen Habitus der Thiere in so enger Verbindung stehen, dass schon geringe Abweichungen von der gewöhnlichen Norm dem betreffenden Individuum den Stempel des Fremdartigen aufdrücken.

Die Behaarung. Was zunächst die Behaarung anlangt, so sind wir ge-

*) Vergl. Bonnet, Histologie der Haut und deren Anhänge. I. Band dieses Buches, S. 381.

wöhnt bei allen Hausthieren mit Ausnahme der meisten Schweinerassen ein dichtes zusammenhängendes Haarkleid zu erblicken. Beim Schwein, welches früher wie sein wildlebender Stammesgenosse auch als Hausthier einer dichten Behaarung aus dickeren, steiferen Haaren, Borsten genannt, nicht ermangelte, hat sich mit zunehmender Veredelung eine auffallende Abnahme des Borstenkleides bemerkbar gemacht, sodass uns jetzt der Anblick der stellenweise fast nackten, sonst auch nur spärlich behaarten Borstenthiere nicht mehr befremdet. Die Dichtigkeit der Behaarung, welche bei den übrigen Hausthieren allenthalben so bedeutend ist, dass die Haut selbst durch das Haarkleid hindurch nicht sichtbar wird, erreicht den höchsten Grad bei den Schafen, deren Wollhaar durch seine Verfilzung und sein Wollfett selbst dem eindringenden Finger einigen Widerstand entgegensetzt. Im Uebrigen ist die Länge, Stärke und Dichtigkeit der Behaarung ebenso verschieden nach Rasse, Individuum und Alter, wie die Farbe des Haares selbst. Die mannigfachsten Varietäten kommen in dieser Beziehung vor und sie sind es, welche in Verbindung mit der grösseren oder geringeren Entwickelung besonderer längerer und stärkerer Haare, der sogenannten Schutzhaare, den einzelnen Rassen und Individuen den Charakter der Eigenartigkeit verleihen. Der Schmuck, welchen Mähne, Schweif, Haarschopf, Köthenzopf, Schwanzquaste, Bart, Spürhaare u. a. für die einzelnen Thierarten bilden, ist so innig mit unseren Begriffen über das Aussehen der betreffenden Thiere verbunden, dass ihr Fehlen eine unangenehme Wirkung auf unser Auge ausübt. Das engere Verhältniss des Haarkleides zu den übrigen physiologischen Functionen der Haut wird weiter unten Berücksichtigung finden.

Der Haarwechsel. In Bezug auf die Zeit des Haarwechsels kann man einen continuirlichen und periodischen Haarwechsel unterscheiden. Der erstere vollzieht sich fortwährend an den Sinushaaren, der Schweifquaste, den Borsten und vielleicht auch an der Wolle der Culturschafe, während es sicher zu sein scheint, dass gewisse Schutzhaare wie z. B. die Mähnen- und Schweifhaare niemals gewechselt werden. Der periodische Haarwechsel findet zu regelmässig wiederkehrenden Terminen im Frühjahr und Herbst statt, zu welchen Jahreszeiten die Thiere ihr Sommer- resp. Winterkleid erhalten, das sich dem Character der betreffenden Jahreszeiten anpasst. Ein aussergewöhnlicher Haarwechsel wird wohl mitunter einmal nach dem Ueberstehen gewisser schwerer Allgemeinerkrankungen beobachtet.

Ueber den Vorgang des Haarwechsels selbst herrschen noch sehr getheilte Ansichten. Während die Einen annehmen, dass die Papille des alten, allmählich absterbenden Haares ein neues Ersatzhaar bildet, (Kölliker, C. Langer, v. Ebner), lassen Andere die alte Papille zu Grunde gehen und ein neues Haar aus einer im Haarbalge neugebildeten Papille emporwachsen (Stieda). Gotte ist der Meinung, dass sich ausser dem neuwachsenden primären Haare eines Haarbalges noch in demselben Haarbalge aus den Zellen der äusseren Wurzelscheide secundäre Haare bilden können, welche neben dem primären aus ein und demselben Haarbalge hervorwachsen.

Diese letztere Ansicht von der Entwickelung neuer, seitlicher Recessus mit neuen Papillen am Grunde ist auch ein Theil der ziemlich complicirten Unna'schen Darstellung vom Haarwechsel. Welche von den geschilderten Darstellungen die richtige ist, bedarf noch der Entscheidung. Jedoch haben die beiden letzteren von Gotte und Unna den Umstand für sich, dass sich durch sie das Dichterwerden des Haarkleides im Winter erklären lässt, ein Vorgang, für den die zuerst genannten Ansichten eine Deutung nicht zulassen.

In Bezug auf die Beschaffenheit der beim Haarwechsel neu entstehenden Haare ist zu erwähnen, dass letztere in der Farbe meist etwas anders sind als die ausfallenden alten Haare, wodurch in der Regel eine mehr oder minder auffällige Verfärbung, ein verändertes Aussehen der betreffenden Thiere herbeigeführt wird. Als die Folgen des Haarwechsels sind ausser dem Verluste des Körpers an Stickstoff zu erwähnen: die vorübergehende Verdünnung der Schutzhülle und eine nicht unbedeutende Beeinflussung des Allgemeinbefindens der Thiere. Es ist eine genugsam bekannte Thatsache, dass Thiere, welche sich in der Periode des Haarwechsels befinden, nicht so kräftig und schlaffer sind als sonst, dass sie leichter ermüden, eine grössere Empfindlichkeit gegen äussere Einflüsse zeigen und leichter krank machenden Einflüssen unterliegen. Das im Alter oder in Folge ganz besonderer Umstände auch früher eintretende Ergrauen der Haare findet seinen Grund in einer mangelhaften Pigmentbildung in der Rindensubstanz, wozu sich noch eine Anhäufung von Luftbläschen im Marke gesellen kann, welche das Licht reflectiren und den eigenthümlichen Silberglanz des ergrauten Haares bedingen. Für das beim Menschen vorkommende plötzliche Ergrauen der Haare in Folge psychischer Affecte, welches Gurlt einmal bei einem Schweine beobachtet hat, fehlt es in Bezug auf die Thiere noch an einer Erklärung. Beim Menschen fand Landois auch bei solchen Gelegenheiten eine reichliche Ansammlung von Luftbläschen im Haare.

Dicke der Haut. Die Dicke der Haut ist bis zu einem gewissen Grade constant für jede Thierart. Sie unterliegt aber nach Geschlecht, Alter und Körperregion nicht unbeträchtlichen Schwankungen. Wenn man von der Entwickelung des subcutanen Fettpolsters absieht, so hat das Rind im Allgemeinen die dickste, das Schaf die dünnste Haut; zwischen beiden Thierarten stehen Schwein, Pferd, Hund, Katze, Ziege. Im Grossen und Ganzen findet man die Haut am Rücken und an den Streckseiten der Extremitäten stärker als am Bauche und den Beugeseiten. Von besonders dicken Hautstellen verdienen Erwähnung die Haut am Triel des Rindes, am Schweife des Pferdes und an der ventralen Halsseite des Schweines. Obgleich die Dicke der Haut wesentlich durch die grossere oder geringere Entwickelung des Coriums bedingt ist, so hat doch auch die Epidermis einen Antheil daran. Allerdings verändert sich mit grösserer Entwickelung der Oberhaut die Elasticität der Haut oft bedeutend; aber dafür erwächst ihr der Vortheil einer grösseren Widerstandskraft gegen äussere Einflüsse. Im

Allgemeinen kann man wohl erkennen, dass sich die Dicke und Elasticität der Haut den generellen und individuellen Eigenthümlichkeiten des betreffenden Thieres ebenso anpasst wie die Behaarung. Berücksichtigen muss man jedoch hierbei, dass unsere Hausthiere in Folge der Domestication sich zum Theil nicht mehr in den Verhältnissen befinden, welche der Natur bei der Anlage der Haut massgebend waren. Da alle unsere Hausthiere früher wild lebten und sie sich theilweise heute noch auf langere oder kürzere Zeit den Einflüssen der Witterung aussetzen müssen, so finden wir bei allen mit einziger Ausnahme des Schweines das Haarkleid sehr gut entwickelt. Dass der Mangel einer dichten Behaarung bei den meisten Schweinen nur ein unnaturlicher Zustand, und das Product der fortgesetzten Veredelung und der damit verbundenen ausschliesslichen Haltung im Stalle ist, welche ein wärmeres Haarkleid entbehrlich macht, wurde schon oben angedeutet. Auch bei anderen Hausthieren kann man beobachten, dass mit zunehmender Verbesserung der Art stets ein Feinerwerden der Haut sowohl als der Behaarung einhergeht. Nicht immer geschieht dies jedoch zum Vortheil des Individuums, dessen Widerstandsfähigkeit gegen atmosphärische Einflüsse dadurch oft bedeutend herabgesetzt wird.

Auch zu der Beweglichkeit und Empfindlichkeit der Thiere stehen die generellen Eigenthümlichkeiten der Haut in Beziehungen. Wir finden eine dickere Haut bei dem verhältnissmässig trägen und langsamen Rinde und Schweine, während das schnellere und empfindlichere Pferd eine feinere Haut besitzt und der höchste Grad der Feinheit bei den flinken und sensiblen Schafen und Ziegen erreicht wird. Wie beim Einzelindividuum, so sinkt ebenso bei einer ganzen Thierart im Allgemeinen mit einer feineren Haut auch die allgemeine Widerstandskraft gegen äussere Einflüsse. Und obwohl dieser Nachtheil unter Umständen durch eine stärkere Behaarung, wie beim Schafe, zum Theil wieder ausgeglichen wird, so bleibt er dennoch, bis zu einem gewissen Grade wenigstens, in der Disposition bestehen.

Die Ausbildung der Hautdrüsen. In der grösseren oder geringeren Entwickelung der Hautdrüsen liegt zum Theil der Schwerpunkt der ganzen Hautfunctionen. Auch hier finden wir im Allgemeinen das Zusammenfallen eines grösseren Drüsenreichthums oder einer bedeutenden Entwickelung der einzelnen Drüsen mit einer stärkeren Empfindlichkeit der Haut (s. Bonnet, l. c.).

Ob die **Pigmentirung** der Haut, welche bei fast allen unseren Hausthieren, Schaf und Schwein höchstens ausgenommen, meist in grösserer Ausdehnung vorhanden ist, in Beziehungen zu den physiologischen Functionen der Haut steht, dürfte wohl zur Zeit noch nicht vollständig entschieden sein. Nicht unbegründet ist jedoch die Erfahrung, dass in individueller Beziehung man bei einem Thiere mit pigmentloser Haut stets eine grössere Empfindlichkeit und geringere Widerstandsfähigkeit gegenüber einem gleichen Individuum mit pigmentirter Haut voraussetzen kann. In wie weit die Pigmentanhäufung in der Haut in regu-

latorischer Beziehung zur gesammten Pigmentbildung im Körper steht, ist ebenfalls zur Zeit noch ein ungelöstes Räthsel, dem nur die Thatsache gegenüber steht, dass bei gewissen Individuen mit pigmentloser oder pigmentarmer Haut unter Umständen Pigmentgeschwülste in bestimmten Lebensaltern auftreten (Melanosis der Schimmel).

Die plastischen Zwecke der Haut. Das Bestreben der Natur durch Bildung abgerundeter Körperformen die plastische Schönheit der Thiere zu erhöhen, wird durch die Haut ganz wesentlich unterstützt. Besonders ist es die Subcutis mit ihren eingelagerten Fettmassen, welche durch verschiedene Entwickelung an den einzelnen Körpertheilen die Herstellung einer abgerundeten Fülle des Körpers ermöglicht. Während sie an der einen Stelle Vertiefungen ausfüllt und Zwischenräume überbrückt, werden an anderen Stellen scharfe Ränder geglättet und höckerige Erhabenheiten angenehm abgewölbt. An denjenigen Stellen, wo ausgiebige Gestaltveränderungen, wie Beugungen und Streckungen ausgeführt werden, finden wir regelmässige Furchen in der Haut, welche einerseits ein wulstiges Zusammenschieben, eine Knickung und Einklemmung bei Beugungen verhindern und andererseits eine ausgiebige Streckung ohne Zerrung ermöglichen. Durch Bildung besonderer Falten und Anhänge, durch Anlage von Duplicaturen und Einstulpungen schafft die Haut bei manchen Thieren sowohl generelle als auch individuelle Eigenthümlichkeiten, welche, wenn sie auch nicht immer die Schönheit des Körpers erhöhen, doch wenigstens zur Characterisirung der Thierart ganz wesentlich beitragen. Der Triel der Rinder, die Glöckchen mancher Ziegen-, Schaf- und Schweinerassen, die Knie- und Brustfalten, die Falten und Bildungen an den natürlichen Körperöffnungen sind Rasseeigenthümlichkeiten von plastischer Bedeutung. Wie bei dem Menschen durch einen gewissen Grad von reichlich angelegtem Fettgewebe in Verbindung mit einer lebhafteren Injection des oberflächlichen Capillarnetzes des Coriums der Gestalt die jugendliche Frische und ein üppiger Turgor verliehen wird, so betrachten wir auch bei unseren Thieren wohl gerundete Körperformen und eine, wo sie nicht pigmentirt ist, leicht geröthete Haut als Zeichen von Gesundheit und Kraft. Hierzu kommen beim Menschen noch jene feinen Linien, Grübchen und Furchen der Haut als characterisirende Zeichen für Ausdruck, Alter und seelische Zustände. Aehnliche Bildungen sind auch in der Haut der Thiere vorhanden, jedoch ist ihnen selbstverständlich bei Weitem nicht die Wichtigkeit beizumessen, wie denen beim Menschen. Die Haut der Säugethiere durchziehen ganze Systeme feinerer und gröberer, sich vielfach durchkreuzender Furchen, deren feinere Anordnung ebensowenig wie ihre Entstehungsursache genügend untersucht sind (Bonnet). Man wird jedoch nicht fehlgehen, wenn man annimmt, dass jedenfalls die Anordnung der elastischen Elemente der Haut ihre verschiedene Anheftung an fester oder nachgiebiger Unterlage sowie der Zug gewisser Muskeln bestimmend für das Zustandekommen jener räthselhaften Runenschrift in der Haut sein werden.

B. Die Haut als Schutzorgan.

Vermöge ihrer anatomischen Structur und ihrer Ausdehnung wird die allgemeine Decke zu einem unentbehrlichen Schutzorgan für den ganzen Körper. Obgleich sich an dieser Schutzleistung im Grossen und Ganzen alle drei Schichten der Haut gleichmässig betheiligen, so fällt doch an gewissen Punkten der einen oder anderen Lage der allgemeinen Decke eine besondere schützende Aufgabe zu. Zunächst schützt die Haut gegen äussere mechanische Insulte, indem das elastische Corium und die unempfindliche, nervenlose Epidermis die Intensität äusserer Einflüsse abschwächen. Unterstützt werden beide Schichten durch die Subcutis, welche im hohen Grade stossbrechend wirkt und dabei ebenfalls durch das Fehlen von Nervenendigungen der Empfindlichkeit ermangelt. Wie wichtig gerade die schützende, stossbrechende Wirkung der Subcutis ist, sehen wir an ihrer bedeutenden Entwickelung an denjenigen Stellen, welche fast permanent einen mässigen oder bisweilen einen stärkeren Druck auszuhalten haben oder wo von besonders empfindlichen und edlen Organen selbst geringe mechanische Insulte abgehalten werden müssen. So finden wir eine mächtig entwickelte, fettreiche Unterhaut an den Sohlenballen der Fleischfresser, am Zellstrahl der Pferde, an der Unterbrust der Rinder, und reichliche Fettmassen umhüllen oberflächlich gelegene Gefässe und Nerven, z. B. in der Achselgegend, der Inguinalgegend gegen die nachtheiligen Folgen von Druck, Verletzung und Erschütterung. Auch den Haaren fällt eine schützende Aufgabe zu; und nach ihrer grösseren oder geringeren Dichtigkeit sind sie im Stande, eine mechanische Gewalten abschwächende Wirkung bis zu einem gewissen Grade zu äussern. Hierher gehört die besonders wichtige Function der Augenwimpern und Spürhaare und der längeren Haare am Eingange der Ohrmuscheln mancher Thiere, welche als Wächter an jenen Sinnesorganen und an den Eingangspforten des Körpers das Eindringen schädlicher Agentien möglichst verhindern. Nicht unerwähnt in Bezug auf die mechanische Schutzleistung der Haut darf die Wirkung der Hautmuskeln bleiben. Da deren Entwickelung bei allen unseren Hausthieren bekanntlich eine ziemlich bedeutende ist, so vermogen sie auch fast allenthalben ihre Kraftleistung oft in erheblichem Grade zu äussern. Nur das Schwein bildet in dieser Beziehung eine Ausnahme, weil bei ihm die Hautmuskeln einerseits der fettigen Degeneration anheimfallen und andererseits die wenig verschiebbare Haut eine sehr geringe Beweglichkeit besitzt. Bei den übrigen Hausthieren sind die Hautmuskeln im Stande, die Haut auf mehr oder minder grosse Strecken zu erschüttern oder in Falten zu legen. Hierdurch werden Insecten, welche sich festsetzen wollen, Schmutz, Nässe und dergleichen oberflächliche, lästige Gegenstände von der Haut entfernt, abgeschüttelt. Besonders auffällig äussern diese Wirkungen der Schulter- und Bauchhautmuskel von Pferd, Hund,

Wiederkauer sowie der Stirnhautmuskel der Rinder, welche äusserst fest mit der Haut, nur locker dagegen mit den unter ihnen gelegenen Theilen verbunden sind. Dass ausserdem die Hautmuskeln auch zum Anspannen der Muskelaponeurosen dienen und selbst zu einem geringen Grade unterstützend sich bei den Bewegungen der Extremitäten und der Exspirationsbewegung der Thoraxwand betheiligen können, sei hier nur der Vollständigkeit wegen erwähnt.

Einen besonders kräftigen Schutz gegen mechanische Einflüsse gewähren die verschiedenen Epidermoidalgebilde gewisser Körperstellen. Die Krallen der Fleischfresser, die Hufe der Pferde, die Klauen der Wiederkäuer und Schweine sind durch ihre widerstandsfähige, zähelastische Structur unentbehrliche Bekleidungen der Extremitätenenden. Sie schützen deren Weichtheile nicht allein gegen Druck, sondern halten auch von ihnen die verletzenden und zerstörenden Einflüsse des Erdbodens ab. Selbst zu gefährlichen Angriffs- und Vertheidigungswaffen können diese modificirten Hauttheile von den Thieren benutzt werden, wodurch dieselben eine weitere Bedeutung erhalten, welche ebenso wie die der Hörner nicht näher erörtert zu werden braucht.

Ebenso bedeutungsvoll als der Schutz gegen die Angriffe fester Körper sind die schützenden Eigenschaften, welche die Haut den schädlichen Wirkungen flüssiger Körper gegenüber für den Gesammtorganismus besitzt. In dieser Beziehung ist es vor allem die Epidermis, welche mit ihrem hornigen, trockenen, impermeablen Gewebe eine unter gewöhnlichen Verhältnissen undurchdringliche Hülle um den Körper bildet. Hierdurch verhindert sie das Eindringen von Flüssigkeiten in den Organismus und damit die Aufnahme gelöster, für den Körper giftiger Substanzen, mit denen derselbe so oft in Berührung kommt. Nicht zu unterschätzen ist ferner in dieser Beziehung der Schutz, welchen die unverletzte Epidermis dem Körper gegen die überall vorkommenden Krankheitsgifte corpuscularer und organisirter Natur verleiht (Ribbert). Dabei unterstützt der Talgüberzug die Epidermis und schützt sie vor den quellenden, macerirenden Einflüssen der netzenden Flüssigkeiten nicht minder wie gegen den austrocknenden Einfluss der atmosphärischen Luft. Dass endlich auch die intacte Epidermis einen Schutz gegen das Zusammenwachsen von sich berührenden Hautoberflächen ausübt, ist ebenso bekannt als wichtig. Die Schutzleistungen der Haut, besonders der Epidermis in Bezug auf die Säfteoconomie und die Wärmebilanz des Körpers etc., werden unten näher auseinandergesetzt werden.

C. Die Thätigkeit der Haut als Secretions- und Excretionsorgan

hat schon vorn (S. 459—469 und S. 479—493) durch Tereg bei der Bearbeitung der Abschnitte über Schweiss, Epidermis, Epidermoidalgebilde und Hauttalg Berücksichtigung gefunden. Ebenso ist

D. Die Hautathmung

S. 677—680 von Sussdorf abgehandelt worden. Auch

E. Das Resorptionsvermögen der Haut

wurde in dem Kapitel über die flüssigen Einnahmen und Ausgaben des Blutes (S. 700) von Ellenberger soweit besprochen, als dies für physiologische Zwecke nothwendig erscheint. Für die Zwecke der Therapie ist ein genaueres Eingehen auf diese Verhältnisse nothwendig. — In dieser Beziehung sei bemerkt, dass G. Müller in Dresden eingehende und sehr beachtenswerthe Versuche über die Hautresorption der Hausthiere gemacht hat. Ausserdem sei noch auf die Untersuchungen von Ellenberger und Hofmeister hingewiesen, welche dieselben über Carbolsäurevergiftung durch Theereinreibung bei Hunden und Schafen angestellt haben. Nach denselben wird Carbolsäure von der unverletzten Haut leicht resorbirt, sodass schnell Intoxicationen eintreten können.

F. Die Haut als Sinnesorgan.

Vermöge ihres grossen Reichthums an Nerven und Nervenendapparaten (s. Histologie S. 227 und 441 ff.) ist die äussere Haut im Stande, Eindrücke, welche dieselbe treffen, aufzunehmen und ihre sinnliche Wahrnehmung zu vermitteln. Dadurch wird dieselbe zu einem Sinnesorgan, dessen Bedeutung für den Organismus um so grösser ist, als die Mannigfaltigkeit der auf das Integumentum commune einwirkenden äusseren Einflüsse mit ihren schädlichen oder nützlichen Effecten die Sinnes- und Reflexthätigkeit des Organismus oft im ausgedehnten Maasse in Anspruch nimmt. Wenn wir auch nicht im Stande sind, bei unseren Thieren die Functionen der Haut als Sinnesorgan und die psychischen Wirkungen der auf dieselbe einwirkenden Reize experimentell genau zu prüfen, so werden wir doch berechtigt sein, der thierischen Haut auch in dieser Beziehung eine der menschlichen analoge Bedeutung für den Gesammtorganismus beizumessen.

Alle Einwirkungen, welche die Nervenendigungen der Haut, sei es aus der Umgebung des Organismus oder in den Geweben der Haut selbst, treffen, veranlassen Erregungszustände derselben. Diese werden durch centripetale Nervenbahnen zum Gehirn geleitet, woselbst sie eigenthümliche Gefühlsempfindungen hervorrufen. Durch fortgesetzte Uebung hat sich die Psyche gewöhnt, diese Empfindungen nach der Art und dem Orte der die Hautnerven treffenden Reize zu analysiren und als besondere zu fühlen. Und wie altem Gebrauche gemäss überall im Körper die Perceptionsstelle eines Reizes als der Sitz der betreffenden sinnlichen Wahrnehmung bezeichnet wird, so ist man auch gewöhnt, von besonderen Hautsinnen zu sprechen. Die einzelnen Empfindungen, Temperatur-, Druck- und Gefühlsempfindungen verhalten

sich zu einander nicht wie Qualitäten desselben Sinnes, sondern wie Modalitäten verschiedener Sinne. Man unterscheidet sonach einen Gefühlssinn, Tastsinn, Temperatur-, Druck- und Raumsinn. Ausserdem giebt es Empfindungen im Körper, deren Entstehung zwar nicht in der äusseren Haut vor sich geht, welche jedoch mit den Hautempfindungen innig verbunden sind. Man spricht in dieser Beziehung von Muskelgefühl, von Kraftsinn, von Bewegungsempfindungen, Gemeingefühlen und Schmerzempfindungen. Diese letzteren sind vorn bei den Gemeingefühlen (S. 868) besprochen worden.

I. Der Gefühlssinn und der Tastsinn.

Wird eine Stelle der Haut von einem mechanischen Reize getroffen, so wird in dem betreffenden Individuum der Eindruck einer Berührung empfunden, und mit ihm werden bis zu einem gewissen Grade Ort, Gestalt und sonstige Eigenschaften des berührenden Gegenstandes wahrgenommen. Gleichzeitig empfängt der Organismus auch Aufschlüsse über die Temperatur und die Druckeinwirkung des berührenden Körpers, und man rechnet deshalb die Wahrnehmungen der Temperatur und des Druckes im weiteren Sinne den Gefühlsempfindungen zu.

Neben diesem Gefühlssinne besitzen die meisten Individuen auch einen Tastsinn. Denn man kann beobachten, dass von ihnen absichtlich gewisse Körpertheile, welche mit nervösen Apparaten besonders gut ausgerüstet sind, mit Körpern der Umgebung in Berührung gebracht werden, um dem Organismus über die Beschaffenheit derselben Aufschluss zu verschaffen. Beim Menschen kommen für feinere Tastwahrnehmungen hauptsächlich die Hände in Betracht; für das Tasten unserer Hausthiere dienen am häufigsten die Lippen mit ihren Tast- und Spürhaaren (Schnuppern, Wittern der Thiere), die Zunge zur Prüfung der Nahrungsbestandtheile, die Hufe und Klauen zur Erforschung der Bodenverhältnisse. Wiewohl die Extremitätenenden der grösseren Hausthiere (Pferd, Rind, Schwein) wegen ihrer dicken hornigen Bedeckungen und ihrer geringen Beweglichkeit für Tastempfindungen wenig geeignet erscheinen, so lehrt doch die Erfahrung, dass diese Thiere gleichwohl im Stande sind, sich gewisse Vorstellungen über die Bodenbeschaffenheit selbst ohne Beihülfe des Gesichtssinns zu machen. Wir sehen zum Beispiel, dass sich Pferde auch in der Dunkelheit, und wenn sie erblindet sind, oft mit grosser Sicherheit auf unbekanntem, unebenem Terrain zu bewegen vermögen. Bei diesen Thieren vermögen die Extremitätenspitzen trotz ihrer hornigen Ueberzüge doch Tastempfindungen zu vermitteln, wegen des Nervenreichthums der von den Hornkapseln eingeschlossenen Theile der Haut.

Als eine excessiv entwickelte Form von Berührungsempfindungen (Polansky) kann man bei den Thieren das Kitzel- und Juckgefühl unter besonderen Umständen in ausgeprägtem Grade beobachten. »Wird die Haut bei gewissen Individuen nur ganz sanft und wiederholt einer leisen Berührung ausgesetzt, so äussern die Thiere oft so heftige Reflexbewegungen, dass man anzunehmen berechtigt ist, die letzteren

seien mit besonderen eigenthümlichen Gefühlen verbunden. Jedenfalls ist es ein besonders ausgeprägtes Kitzelgefühl, welches diese Thiere zu so heftigen Reflexbewegungen veranlasst, und es werden deshalb diese Thiere als kitzliche bezeichnet. Bei Pferden findet man diese Hyperästhesie der Haut nicht selten. Aehnliches beobachtet man bei Hunden; kraut man dieselben hinter den Ohren, so schliessen sie die Augenlider; kratzt man sie leise auf der oberen Fläche an dem Ursprunge der Schweifwurzel, so lecken sie mit der Zunge eifrigst die Schnauze; kratzt man sie an der Seitenwandung der Brust, so machen sie in der Luft oder am Bauche heftige Kratzbewegungen mit einer Hinterextremität. Dass auch bei diesen Bewegungen die Thiere eigenthümliche Gefühle haben, kann aus dem Benehmen derselben geschlossen werden; vielleicht darf dieses Gefühl, welches auch bei Reizungen der Haut durch pathologische Processe zu entstehen scheint, als Juckgefühl bezeichnet werden.« (Polansky).

Ruft ein gesteigerter, die normale Grenze überschreitender Reiz der Hautnerven im Organismus einen unangenehmen Eindruck hervor, so wird dieser als Schmerz (s. S. 872) empfunden. Für diese Schmerzempfindungen wie überhaupt für alle sensiblen Wahrnehmungen sind jedenfalls besondere Nervenendapparate und Nervenfasern vorhanden, welche mit denen für die tactilen Empfindungen nicht in Verbindung stehen. Obwohl hierüber und über gesonderte Perceptionsstellen beider Wahrnehmungsarten im Gehirn etwas Sicheres nicht bekannt ist, so sprechen doch verschiedene Umstände für die Wahrscheinlichkeit ihres Vorhandenseins (Landois):

1. Nicht von allen mit Gefühl ausgestatteten Organen konnen sensible und tactile Empfindungen zugleich ausgelöst werden. Tast- (also auch Druck- und Temperatur-) Wahrnehmungen werden nur vermittelt durch die äussere Haut, die Schleimhäute der Mundhohle, des Eingangs und des Bodens der Nasenhohle, des Rachens, des Mastdarmendes, der Urogenitalmündungen und durch die Zähne. Dahingegen fehlen in allen Eingeweiden (wie Versuche an Menschen mit Magen-, Darm-, Blasen-Fisteln lehren) die Tastempfindungen; hier kann nur Schmerz hervorgerufen werden.

2. Während Tastempfindungen nur von den Endorganen der zu den vorstehend genannten Organen verlaufenden tactilen Nervenfasern wahrgenommen werden konnen, lassen sich sensible (Schmerz-) Empfindungen auch von den Nervenstämmen aus hervorrufen.

3. Die Leitungsbahnen der Tast- und der Gefühlsnerven sind im Rückenmarke räumlich verschieden; dies macht die Annahme wahrscheinlich, dass auch ihre centralen und peripheren Enden verschieden sind.

4. Die durch die beiden Nervenarten ausgelösten tactilen und pathischen Reflexe werden wahrscheinlich durch besondere Centralorgane beherrscht und unterdrückt.

5. Zwischen der Einwirkung des sensible (Schmerz-) Empfindungen veranlassenden Reizes und der Wahrnehmung liegt ein oft mehrere Secunden währendes Intervall. Tactile Empfindungen werden, wie alle echten Sinnesempfindungen, sofort wahrgenommen. — Schmerzempfindungen wirken oft eine geraume Zeit nach, wenn der Reiz schon aufgehört hat, zu wirken.

6. Unter pathologischen Verhältnissen und unter Einwirkung von Narkoticis kann die eine Qualität der Empfindungen aufgehoben sein bei Erhaltung der anderen.

2. Der Drucksinn.

Die Fähigkeit des Organismus, Unterschiede in der Intensität von Berührungen, welche die Haut treffen, zu empfinden, bezeichnet man

als den Drucksinn. Seine Feinheit ist beim Menschen durch verschiedene Methoden geprüft worden.

Am einfachsten geschieht dies durch das nacheinander erfolgende Auflegen von Gewichten von verschiedener Schwere auf die zu untersuchenden Hautstellen (E. H. Weber, Kammler), oder vermittelst Waagen ähnlichen Hebelwerken (Dohrn, Bastelberger). Auch besondere Instrumente sind zu diesem Zwecke construirt worden, so zum Beispiel das Eulenburg'sche Barästhesiometer, die Quecksilberdruckwaage von Landois, während Goltz und Bastelberger sich eines pulsirenden, elastischen Schlauches bedienten, in welchem verschieden hohe Wellen erzeugt werden konnten.

Auch den Thieren muss eine Unterschiedsempfindlichkeit für Druck inne wohnen. Denn man kann beobachten, dass sich die Stärke und Ausgiebigkeit ihrer Reactionen stets der Heftigkeit und der Richtung eines Druckes anpassen, welcher jeweilig an einer Stelle der Körperoberfläche einwirkt. Ohne Verschwendung von Kraft suchen die Thiere durch zweckmässige Gegenbewegungen entweder dem Drucke auszuweichen oder diesem das Gleichgewicht zu halten.

Die beim Menschen zur Ermittelung des Drucksinns angestellten Untersuchungen haben ergeben, dass zwar die Haut nur sehr geringe Empfindlichkeit für absolute Gewichtsgrössen besitzt, jedoch Druckdifferenzen mit relativ grosser Feinheit unterscheidet.

Am feinsten fühlt die Stirnhaut, Schläfe, Handrücken und Vorderarm, welche einen Druck von 0,002 *g* empfinden; die Finger fühlen ihn erst bei 0,005—0,015 *g* Belastung; — Kinn, Bauch, Nase bei 0,04—0,05 *g*; die Fingernägel bis zu 1 *g*. (Kammler und Aubert.) Nach Weber werden noch Differenzen zweier Gewichte durch die Fingerspitzen wahrgenommen, welche sich wie 29 : 30 verhalten. Zwischen dem Auflegen der Gewichte darf kein zu langer Zeitraum verstreichen, doch können selbst 100 Secunden verfliessen, wenn sich die Gewichtsdifferenz wie 4 : 5 verhielt. (E. H. Weber). Bei anhaltend bedeutendem Drucke macht sich besonders auffällig die Nachwirkung geltend. Aber auch schwache, aufeinander folgende Drucke müssen mindestens $^1/_{480}$—$^1/_{640}$ Secunde von einander getrennt sein, damit sie isolirt zur Perception gelangen. Schnelleres Folgen bewirkt Verschwimmen der Eindrücke (Landois). Auf die Druckempfindung ist auch die Temperatur des berührenden Körpers von Einfluss. Ein kälteres Gewicht erscheint schwerer als ein gleich schweres warmes (Weber).

Für die Perception der Druckempfindungen sind nach den Untersuchungen von Blix und Goldscheider in der Haut besondere »Druckpunkte« vorhanden, welche auf jede Art von Reiz mit ihrer specifischen Empfindung reagiren. Die Druckpunkte besitzen keine specifische Art von Nervenendapparaten, sondern zeigen nur büschelförmige Ausstrahlungen von Nervenfibrillen. Obgleich letzteres nach Goldscheider auch den Temperaturpunkten eigenthümlich ist, so sind dennoch einige feinere Unterschiede zwischen beiden vorhanden.

3. Der Temperatursinn.

Unter Temperatursinn versteht man das Empfindungsvermögen der Haut für die verschiedenen Temperaturen der berührenden Körper. Entscheidend für die Temperaturempfindung ist die Eigentemperatur

des thermischen Endapparates, welche ca. 30—35° C. beträgt. (Hering, Kunkel). Diese bildet für die Temperaturempfindung die sogenannte »Nullpunkttemperatur« (E. Hering). Wird diese Temperatur an irgend einer Hautstelle erhöht, so empfindet der Organismus das Gefühl von Wärme, während bei Erniedrigung ein Kältegefühl erzeugt wird und eine Temperaturempfindung nicht ausgelöst wird, sobald die Temperatur des berührenden Körpers der Nullpunkttemperatur gleich ist. Durch Ausseneinflüsse wird die Temperatur des Nullpunktes der Haut ziemlich schnell innerhalb gewisser Grenzen verändert. Für die Intensität der Temperaturempfindungen ist das Wärmeleitungsvermögen der berührenden Körper von grossem Einflusse. Bei gleicher Temperatur erscheint ein berührendes Metallstück stets kühler als ein Stück Holz, weil das Metall als guter Wärmeleiter der Haut schneller Wärme entzieht, als das Holz.

Erreicht die Temperatur des Berührungskörpers eine bestimmte obere oder untere Grenze, so empfindet der Organismus nicht mehr eine Temperaturveränderung, sondern einen Schmerz (Wärme- und Kälteschmerz). Die genannten Temperaturgrenzen variiren individuell ausserordentlich. Während E. H. Weber als ungefähre untere Grenze 10° C. und als obere ca. 47° C. angiebt, betragen nach Donath die individuellen Verschiedenheiten 30 Grade. Letzterer fand, dass die untere Grenze bei einer Person je nach den Hauttheilen schwankte zwischen $-11{,}4$ und $+2{,}8°$ und die obere zwischen 36,3 und 52,6°. Die Schnelligkeit der Schmerzempfindung hängt ab von der Berührungsfläche und der Temperaturdifferenz zwischen Berührungskörper und Haut (E. H. Weber).

Zur Prüfung des Temperatursinnes verwendete Nothnagel kleine, mit Metallboden versehene Holzkästchen, welche, mit Wasser einer bestimmten Temperatur gefüllt, auf die Haut gesetzt werden. A. Eulenburg legte zwei grosse an ihren Spindeln ungleich erwärmte Thermometer direkt der Hautoberfläche an und konnte so Differenzen ohne Weiteres direkt vergleichen.

Die menschliche Haut ist ein Wärmemesser von erheblicher Feinheit. Letztere zeigt sich am deutlichsten in der Nähe des Nullpunktes der Hauttemperatur, woselbst am schärfsten die Temperatur verschiedener Körper beurtheilt werden kann.

Nach Nothnagel's Untersuchungen ist die Unterscheidung verschiedener Temperaturen am feinsten zwischen 27—33° C., demnächst zwischen 33—39° und zwischen 14—27° C. Innerhalb der ersten Empfindlichkeitsgrenzen werden von bevorzugten Hautstellen noch Temperaturdifferenzen bis 0,05° C. wahrgenommen (Lindemann). Hinsichtlich der Feinheit der Wärmeperipherie gruppiren sich die Körperregionen mit Hinweglassung der sehr regellosen Extremitäten folgendermaassen: Zungenspitze, Augenlider, Wangen, Lippen, Hals, Rumpf (E. H. Weber). Auffallender Weise empfinden die der Medianlinie näher gelegenen Theile weniger fein als peripherer liegende. Mit Zunahme der Grösse der berührten Hautflächen wächst die Feinheit des Unterscheidungsvermögens. Wenn schon nach dem Gesetze der specifischen Energie der Nervenfasern für die Temperaturwahrnehmungen besondere Nervenfasern und Nervenendapparate angenommen werden mussten, so ist doch erst durch die

Beobachtungen von Blix und Goldscheider nachgewiesen worden, dass es überall auf der Haut gesonderte Punkte für Kälte- und Wärmeempfindung giebt. Von den »Temperaturpunkten« stehen die »Kältepunkte« dichter als die »Wärmepunkte«. Diese Temperaturpunkte sind ebensowenig wie die Druckpunkte nicht durch besondere Nervenendorgane ausgezeichnet, sondern nur durch büschelförmige Ausstrahlung von Nervenbündeln, deren Anordnung bei beiden verschieden ist (Hermann). Die »Punkte« sind in gekrümmten Ketten angeordnet, welche von gewissen Centren büschelförmig ausstrahlen (Goldscheider).

Obwohl wir die intellectuellen Empfindungen der Thiere bei der Einwirkung kalter oder warmer Körper auf ihre Hautoberfläche nicht festzustellen vermögen, so dürfen wir dennoch aus gewissen Aeusserungen im Benehmen schliessen, dass auch die Thiere eines Temperatursinnes nicht entbehren.

4. Der Raum- oder Ortssinn.

Vermöge des Raum- oder Ortssinnes ist der menschliche Organismus befähigt, den Ort der Hautoberfläche, an welchem eine Berührung erfolgte, ohne Mitwirkung des Gesichtssinnes zu empfinden. Hierbei wirkt der Raumsinn nicht als eine besondere Art der Hautsinne — denn eigene Nervenbahnen stehen ihm nicht zur Verfügung — sondern er stellt gewissermaassen nur eine integrirende, vom allgemeinen Berührungsgefühl untrennbare Eigenschaft des Gefühlssinnes dar. Durch ihn vermag nach Wundt jede Hautstelle der Tastempfindung eine locale Färbung zu verleihen, welche als Localzeichen verwerthet wird.

Auch den Thieren muss ein Ortssinn, eine Localisation ihrer Empfindungen zugeschrieben werden. Denn Abwehrbewegungen, welche von den Thieren bei Einwirkungen fremder Körper auf die Hautoberfläche ausgeführt werden, erfolgen mit solcher Sicherheit und Genauigkeit, dass wir wohl voraussetzen dürfen, dass die Thiere über den Ort unterrichtet sind, an welchem der Reiz auf sie einwirkte.

Zur Prüfung des Raumsinnes der menschlichen Haut bedient man sich nach dem Vorgange von E. H. Weber des Tasterzirkels, dessen beide Spitzen in wechselnder Entfernung von einander gleichmässig auf die Haut gesetzt werden. Hierbei ist festzustellen, bei welchem kleinsten Abstande die beiden Zirkelspitzen nur als ein Eindruck gefühlt werden. Damit bestimmt man das Reizminimum des Raumsinnes, den Schwellenwerth desselben. Dieses Experiment ergiebt eine sehr verschiedene Feinheit der Localisation der Berührungsempfindungen an den verschiedenen Hautstellen. Die Grenzdistanzen, in denen die doppelte Empfindung der aufgesetzten Zirkelspitzen in die einfache übergeht, sind nach Weber, in Millimeter umgerechnet, folgende:

Zungenspitze	1,13	Augenlid	11,28
Fingerkuppen, Volars.	2,26	Harter Gaumen	13,53
Lippen	4,51	Jochbein	15,79
2. Phalanx d. Finger, Volars.	4,51	1. Phalanx der Finger, Dorsalseite	15,79
Nasenspitze	6,77	Stirn	22,56
Rücken- und Seitenwand der Zunge	9,02	Ferse	22,56
2. Phalanx der Finger, Dorsalseite	11,28	Hinterhaupt	27,07
Backen	11,28	Handrücken	31,58

Hals unter dem Kinn	33,84	Fussrücken	40,60
Scheitel	33,84	Brustbein	45,12
Kniescheibe	36,09	Rücken (oben und unten)	54,14
Kreuzbein	40,60	Rücken, Mitte	67,67
Glutäengegend	40,60	Nacken, Mitte	67,67
Unterarm	40,60	Oberarm und Oberschenkel, Mitte	67,67
Unterschenkel	40,60		

An den Extremitäten sind die Abstände in der Längsrichtung grösser als quer (Hermann), und durch Uebung werden sie kleiner (Volkmann), sodass sie besonders bei Blinden einen hohen Grad von Kleinheit erreichen (Goltz). Zur Erklärung der über das Localisationsvermögen der Empfindungen gemachten Erfahrungen giebt Hermann folgende Auseinandersetzung auf Grund der Arbeiten von Lotze, E. H. Weber, Meissner, Czermak: Das Bewusstsein hat fortwährend eine Vorstellung von dem Erregungszustande sämmtlicher Hautpunkte in ihrer gegebenen räumlichen Anordnung, es fühlt ein Tastfeld (Bernstein). Jede Erregung eines sensiblen Endorganes wird an eine bestimmte Stelle des Tastfeldes, der Korperoberfläche verlegt. Diese Stelle ist aber nicht der erregte Punkt, sondern eine kreisformige oder (an den Extremitäten) elliptische Fläche, deren Mittelpunkt der erregte Punkt ist, der sogenannte Empfindungskreis. Zwei sich berührende oder theilweise deckende Empfindungskreise konnen aber in der Vorstellung nicht räumlich gesondert werden; die Sonderung geschieht erst, wenn zwischen beiden ein unerregtes sensibles Element vorhanden ist, und die scheinbare Entfernung der beiden Erregungen ist um so grosser, je mehr unerregte Elemente zwischen beiden Empfindungskreisen übrig bleiben. Hieraus ergiebt sich, dass zwei benachbarte Eindrücke auf der Haut erst dann gesondert wahrgenommen werden können, wenn ihr Abstand grosser ist als zwei halbe, also ein ganzer Durchmesser eines Empfindungskreises; die angegebenen Zahlen sind also die Durchmesser der Empfindungskreise an den betreffenden Hautstellen.

Ein Empfindungskreis besitzt sicher eine bestimmte anatomische Grosse nicht, denn er ist veranderlich durch Aufmerksamkeit, Uebung und andere Einflüsse. Man muss einen Empfindungskreis um jeden einzelnen Hautpunkt herum annehmen, auf dessen Grosse und Irritabilität die Dichte der Nervenversorgung eine Rolle spielt. Denn es zeigen sich die Empfindungskreise im Allgemeinen um so kleiner, je mehr Nervenenden auf die Flächeneinheit fallen; und diese Vertheilung ist in der That an den Extremitaten in der Längs- und Querrichtung ungleich. Nach Krause soll der Durchmesser eines Empfindungskreises etwa 12 Tastkorperchen umfassen. Bei jedem, selbst dem feinsten und beschränktesten Hautreize, ist eine centrale Irradiation der Erregung in der Weise anzunehmen, dass bei Reizung einer Hautnervenfaser eine Anzahl benachbarter mit erregt erscheinen.

Wie schon oben angedeutet, nimmt Wundt vom psychophysiologischen Gesichtspunkte aus an, dass jedem Tasteindrucke eine locale Färbung eigenthümlich sei, welche dem Gehirn die Localisation der Empfindung kundgebe. Er meint, dass sich diese locale Färbung von Punkt zu Punkt der Haut abstuft (Landois). Diese Abstufung ist an denjenigen Hautstellen sehr jäh, an denen der Raumsinn fein ausgebildet ist, an denjenigen jedoch sehr allmahlich erfolgend, wo stumpfer Raumsinn herrscht. Der Empfindungskreis ist nach Wundt ein Hautbezirk, innerhalb dessen sich die locale Färbung der Empfindung so wenig verandert, dass zwei gesonderte Eindrücke in einen verschmelzen.

G. Die regulatorische und Reflex-Thätigkeit der Haut.

Vermöge der ausgedehnten Verbindungen, welche die Haut durch die centripetalen Nerven mit den Centralorganen des Nervensystems besitzt, ist dieselbe im Stande, durch die letzteren einen bedeutenden Einfluss auf die Thätigkeit der meisten Organe des Körpers und auf mannigfache Verrichtungen desselben auszuüben. Damit tritt die Haut in regulatorische Beziehungen zu gewissen physiologischen Vorgängen und vermittelt, sobald Reize auf sie einwirken, Reflexe von oft lebenswichtiger Bedeutung. Zwar werden bei jedem Menschen und Thiere durch Vermittelung der Haut fast fortwährend Reflexbewegungen der Körpermuskulatur ausgelöst, jedoch diese können bei ihrer ungeheuren Vielgestaltigkeit eine Besprechung nicht finden. Hier sollen nur die Wechselbeziehungen der Haut zur Respiration, Circulation, Saftemasse des Körpers, Wärmeoeconomie, zum Stoffwechsel, zu den Bewegungen der glatten Muskulatur, zur Gallen- und Harnsecretion sowie zu schmerzhaften Zuständen innerer Organe betrachtet werden. Diese Wechselbeziehungen äussern sich schon bei normalen, physiologischen Reizen, welche die Haut treffen; sie treten jedoch prägnanter und charakteristischer hervor bei künstlich applicirten Reizungen. Vielfach sind die regulatorischen Beziehungen der Haut deshalb vermittelst der letzteren studirt worden (Röhrig, Zuntz, Zülzer u. A., von Ellenberger bei den landwirthschaftlichen Hausthieren durch Anwendung von Sinapismen, Theeren, Firnissen).

1. **Der regulatorische Einfluss der Haut auf die Respiration.** Hautreize wirken hauptsächlich auf den Rhythmus der Athembewegungen durch reflectorische Erregung des Athmungscentrums. Im Allgemeinen wirken alle Hautreize hemmend auf den Athmungsorganismus, jedoch mit dem Unterschiede, dass nach schwachen Reizen die Rückkehr zur Norm schneller eintritt als nach starken (Röhrig, Schiff, Falk u. A.). Mit der Verminderung der Frequenz nimmt die Tiefe der Athemzüge zu. Diese Wirkungen der Hautreize werden, wie auch alle in den folgenden Abschnitten zu schildernden, durch alle Reizmittel (mechanische, chemische, thermische, elektrische) hervorgerufen.

Röhrig rieb einem Kaninchen auf einer drei Quadratzoll grossen Fläche reines Senföl ein und beobachtete ein sofortiges Absinken der Zahl der Athemzüge von 72 auf 26, in einer Stunde auf 22. Auf dieser Höhe blieb die Athemfrequenz einige Zeit stehen, um dann allmählich in 36 Stunden wieder bis zur Norm anzusteigen. — Ein noch stärkerer Hautreiz bei einem Kaninchen (Einreibung von Rücken und Bauch mit Senföl) veranlasste eine Verlangsamung der Athmung innerhalb einer Stunde von 94 auf 41 Athemzüge mit folgendem Tode des Thieres. Beim Theeren sank die Zahl der Athemzüge beim Pferde auf 4—6 pro Minute (Ellenberger). — Bei schwachen Hautreizen, zum Beispiel Bestreichen der Ohren eines Kaninchens mit Senfspiritus, tritt zwar zunächst auch ein schneller Abfall der Zahl der Athemzüge

ein, jedoch schon nach 3—4 Stunden ist der normale Rhythmus nahezu wiederhergestellt.

Im Leben sind es gewöhnlich Einwirkungen niederer Temperaturen auf die Haut, welche die Zahl der Athemzüge sichtbar herabsetzen und vertiefen. Wird zum Beispiel ein grösserer Theil der Körperoberfläche mit kaltem Wasser bespritzt, so kann man beobachten, wie die Athmung in der Inspiration krampfartig und plötzlich aussetzt; alsdann wechseln sehr tiefe Inspirationen mit kurzen Exspirationen und langen Intervallen ab. Die Psyche, obwohl sie einen unverkennbaren Einfluss auf den Respirationsrhythmus besitzt, kommt bei Hautreizungen nicht in Betracht. Denn die letzteren bewirken auch während der Narkose eine Verminderung der Athmungsfrequenz (Falk, Röhrig). Von oft lebensrettendem Einflusse bei drohendem Stillstande der Athmung sind heftige und plötzliche Hautreize, welche eine erneute tiefe Inspiration veranlassen und die gesunkene Thätigkeit des Athmungscentrums wieder anfachen.

2. **Die Beeinflussung der Circulation durch Hautreize** macht sich geltend in einer Einwirkung auf die Triebkraft des Herzmuskels, die Weite der Blutgefässe und in einer Aenderung des Blutdrucks. Die Intensität der Reflexwirkung ist abhängig von der Stärke der Reizung und der Ausdehnung der gereizten Hautfläche. Schwache oder wenig ausgebreitete oder flüchtige Erregungen der sensiblen Hautnerven veranlassen eine Contraction der peripheren arteriellen Blutgefässe, in deren Folge sich Erhöhung des Blutdruckes und raschere Schlagfolge des Herzens bemerkbar macht (Naumann, v. Bezold, Röhrig u. A.). Beim Theeren der Haut (einer schwachen Reizung) trat bei allen Hausthieren eine Beschleunigung der Circulation ein (Ellenberger). Auf heftige, lange andauernde und ausgedehnt wirkende Hautreize folgt eine Erweiterung der arteriellen Gefässe der Körperperipherie durch Ermüdung oder Lähmung der Vasomotoren, ein Sinken des Blutdruckes und eine Verlangsamung der Herzcontractionen mit gleichzeitiger Verstärkung derselben. Diese Aenderung der Herzthätigkeit erklärt sich durch die reflectorische Reizung des N. vagus, welche bei besonders heftigen Reizen selbst Vagustetanus und den Tod nach sich ziehen kann. Nach Durchschneidung des Vagus tritt selbst bei den heftigsten Hautreizen die Verlangsamung der Herzthätigkeit nicht mehr ein.

Röhrig hat die ausserordentliche Empfindlichkeit des Herzmuskels auf Hautreize experimentell festgestellt. Derselbe tauchte einem Kaninchen beide Ohren in Senfspiritus (ein verhältnissmässig schwacher und beschränkter Hautreiz) und beobachtete ein Steigen der Herzfrequenz von 150—160 auf 296 innerhalb 4¹/₄ Stunden. Hierauf trat ein allmählicher Abfall ein, der nach 24 Stunden zur Norm führte. — Wird ein starker Hautreiz durch Bestreichen der Ohren und eines 2¹/₂ □-Zoll grossen Stückes der Rückenhaut mit Senföl applicirt, so tritt nach einem ganz kurzen, geringen Ansteigen der Pulse ein Sinken derselben um 120—130 Schläge pro Minute ein. Lässt man einen sehr starken Hautreiz, durch Waschen von Rücken und Bauch mit Senfspiritus, einwirken, so sinkt schon innerhalb 10 Minuten ohne vorheriges Ansteigen die Zahl der Herzschläge von 210 auf 105 und nach 80 Minuten auf 18 sehr unregelmässig ausgeführte

Contractionen. Hierauf erfolgt der Tod des Versuchsthieres unter Convulsionen in Folge von Anämie der Centralorgane, welche auch durch die Section festgestellt wurde.

Thermische und elektrische Hautreize üben einen analogen Einfluss auf den Rhythmus der Herzthätigkeit aus.

Wie die Gesammtcirculation durch Hautreize beeinflusst wird, so wirken sie auch auf den Blutgehalt der einzelnen Organe im Speciellen ein. Durch Zülzer ist bewiesen worden, dass bei einer langer dauernden Anwendung von Sinapismen auf die Haut der Thoraxwand eine Anämie der darunter gelegenen Muskeln, der Pleura, und selbst des entsprechenden Lungenabschnittes eintritt. Schüller beobachtete bei der Application grosser Sinapismen eine Verengerung der Piagefässe, welche nach einer vorübergehenden Erschlaffung und Erweiterung eintrat. Der Contractionszustand der Piagefässe hält längere Zeit an und ist von einer Beschleunigung des Blutlaufs in den verengerten Gefässen begleitet. Ob dieser Zustand eine einfache Folge der Depletion des Blutes ist, wie Schüller annimmt, oder eine Folge von reflectorischer Beeinflussung des Vasomotorencentrums, mag dahingestellt bleiben.

3. Der **Säftegehalt des Körpers** wird durch die Thätigkeit der Haut ebenfalls bis zu einem gewissen Grade regulirt. Gegen einen übermässigen Flüssigkeitsverlust schützt die Epidermis den Organismus, indem sie durch ihren Druck auf die Hautgefässe eine Transsudation des Blutserums nach der Oberfläche hin verhindert. Ausserdem beschränkt die Epidermis vermöge ihrer geringen Durchlässigkeit die Verdunstung der in den Hautschichten befindlichen Gewebsfeuchtigkeit. Am auffälligsten sind die vicariirenden Verhältnisse der Schweisssecretion zum Wassergehalt des Gesammtorganismus. Hat derselbe grosse Flüssigkeitsverluste erlitten, droht eine Oligaemia sicca einzutreten, dann sinkt die secretorische Hautthätigkeit und erlischt unter Umständen so vollständig, dass eine Trockenheit, Rissigkeit und Sprödigkeit der Haut bemerkbar wird. Bei schweren fieberhaften Krankheiten, bei solchen mit copiösen Entleerungen (Cholera, Diabetes) kann man diese Hautveränderungen als ungünstiges prognostisches Zeichen beobachten.

Umgekehrt wird auch durch die Haut einem übermässigen Feuchtigkeitsgehalt des Körpers vorgebeugt. Sind dem letzteren grössere Mengen von Flüssigkeiten einverleibt worden, welche eine Art Hydrämie zur Folge haben, so tritt alsbald — wenn sonst die Verhältnisse dazu günstig sind — eine lebhafte Schweisssecretion ein, durch welche grosse Quantitäten von Wasser aus dem Körper entfernt werden und die normale Blutbeschaffenheit wieder hergestellt wird. Ebenso lassen sich krankhafte Ansammlungen von Flüssigkeit an irgend einer Körperstelle bis zu einem gewissen Grade verringern oder selbst entfernen durch eine künstliche Steigerung der Perspirationsthätigkeit der Haut. In demselben Maasse, wie letztere dem Blute Serum entzieht, sucht dieses den Flüssigkeitsverlust aus den zur Verfügung stehenden

Körpersäften zu ersetzen. Auf diese Weise erfolgt durch Rückaufsaugung eine Verringerung der angesammelten krankhaften Transsudate.

4. Der Einfluss der Haut auf die **Regulation der Körperwärme** ist in dem Kapitel über die thierische Wärme so eingehend besprochen worden, dass hier nur die Hauptgesichtspunkte dieser Vorgänge Erwähnung finden sollen.

Die regulatorische Thätigkeit der Haut erstreckt sich sowohl auf die Warmeproduction als auch auf die Wärmeabgabe, und sie vermag nur zu erfolgen bei einer Intactheit der sensiblen Nerven, beziehungsweise der Temperaturnerven (Goldscheider). Diese vermitteln durch ihren Gehalt an pressorisch und depressorisch auf das Vasomotoren-Centrum wirkenden Fasern auf reflectorischem Wege vasomotorische Veranderungen der Hautgefässe. Ist die Communication der Temperaturnerven mit den wärmeregulatorischen Verrichtungen des Körpers unterbrochen, so ist eine allmähliche Abnahme der Wärme des betreffenden Körpertheiles oder unter Umständen des ganzen Körpers die nothwendige Folge. Eine Herabsetzung der Empfindlichkeit der sensiblen Hautnerven macht den Organismus unvermögend, Wärmeverbrauch und Wärmebildung miteinander in Einklang zu bringen (Röhrig). Hierfür sprechen auch die Thatsachen, dass Narcotica in grösseren Dosen die Eigenwärme herabsetzen, dass in der Chloroformnarkose und nach starkeren Morphiuminjektionen die Temperatur sinkt und dass die Alkoholintoxication die Abkühlung im hohen Grade begünstigt (leichtes Erfrieren Betrunkener). Der Tod in Folge von Verbrennung grösserer Hauptarterien ist zwar nicht allein auf die Zerstorung der sensiblen Nervenenden mit ihrem nachtheiligen Einflusse auf die Temperaturregulirung zurückzuführen, es trägt jedoch dieser Ausfall einer lebenswichtigen Verrichtung sicher mit zur Herbeiführung des letalen Ausganges bei. Aehnlich liegen die Verhältnisse bei dem sogenannten »Firnissen der Thiere«, wodurch den Hautnervenendigungen gewissermassen ihre Verbindung mit der Aussenwelt abgeschnitten wird und diese ihre reflectorischen Einflüsse nicht mehr zu entfalten vermögen (s. S. 897).

In Bezug auf die Regelung der Wärmeproduction durch Reize, welche die Haut treffen, ist festgestellt worden, dass schwache Reize aller Art die Wärmebildung anregen und die Innentemperatur erhöhen, wahrend starke und ausgebreitet wirkende Reize sie herabsetzen. Die Temperatur herabsetzende Wirkung von Sinapismen, die auf die Haut des Thorax einwirkten, ist von Ellenberger bei Pferden nachgewiesen worden. Diese Wirkung trat bei fieberhaft erkrankten Thieren allerdings viel prompter ein als bei gesunden Thieren. Die schwachen Reize wirken durch directe Steigerung der Oxydationsprocesse (Liebermeister) sowie vor Allem durch ihre Einwirkung auf die Hautgefässe in Verbindung mit der Beeinflussung des Herzens und der Athmung. Durch ihre gefässverengernden Wirkungen wird die Wärmeabgabe an der Körperoberfläche vermindert (Jürgensen, Senator,

Speck), die Blut-Circulation beschleunigt und durch Herabsetzung der Athmungsfrequenz eine geringere Abkühlung des Blutes in den Lungen erzielt. Hierzu kommt noch, dass durch die in Folge gewisser Reize (z. B. Kälte) auf die Haut eintretenden unwillkürlichen und willkürlichen Muskelbewegungen ebenfalls eine Erhöhung der Wärmeproduction stattfindet (Pflüger, Röhrig, Zuntz).

Für die Regulirung der Wärmeabgabe seitens der Haut kommt wie vorn (S. 123 ff.) auseinander gesetzt worden ist, in Betracht:

1. Der physikalische Einfluss dieses Schutzorganes, zur Verhütung der Wärmeabgabe, seine Wärmeleitungsfähigkeit, specifische Wärme, Dichtigkeit und Dicke.
2. Die Bedeckung der Haut mit ihrer functionellen Anpassung an den Wechsel der Jahreszeiten und des Klimas.
3. Der Blutgehalt der Haut mit seinen leicht veränderlichen Schwankungen.
4. Die Schweisssecretion und die Einflüsse der Schweissverdunstung.

Hinsichtlich der Wirkung der Hautreize auf die Wärmeabgabe ist hervorzuheben, dass starke Hautreize jeder Art durch die periphere Gefässerschlaffung die Wärmeabgabe begünstigen und dadurch die Eigenwärme des Organismus erniedrigen. Ebenso wirken mässige Hautreize; diese jedoch mit einer vorübergehenden Steigerung der Wärmeproduction. Bei einer gewissen Intensität der starken Hautreize tritt jedoch durch retardirende Beeinflussung von Circulation und Respiration eine die zu starke Wärmeabgabe compensirende Wirkung ein (Röhrig, Winternitz).

5. Die Ausgiebigkeit des **Stoffwechsels** unterliegt ebenfalls Einflüssen, welche von der Haut ausgehen. War schon durch Scharling, Pettenkofer und Voit u. A. bewiesen worden, dass sinnliche Eindrücke überhaupt den Stoffumsatz im Körper erhöhen und durch Moleschott, Pflüger und von Platen u. A. die beschleunigende Einwirkung des Lichtes auf den Stoffwechsel festgestellt worden, so wurde der directe Zusammenhang von Hautreizen mit einer Erhöhung der Stoffwechselvorgänge durch die Untersuchungen von Röhrig und Zuntz, Paalzow u. A. nachgewiesen. Hautreize als Salzbäder, Sinapismen, Kälte, chemische Reize steigern die CO_2-Production nach Paalzow um das 2—3fache und den O-Consum um 51,2 pCt. Beneke fand auch eine Vermehrung der Harnstoff-Ausfuhr. Diese Vermehrung der Harnstoff-Ausfuhr beweist ganz besonders den Einfluss der Hautnerven auf den Stoffwechsel, der sich besonders auch bei den sogenannten Firnissversuchen ausspricht. So beobachteten Ellenberger und Hofmeister beim Firnissen von Pferden fast constant eine Steigerung der Harnstoffausfuhr von 114 resp. 104 bis auf 176 und 195 *g* pro 24 Stunden. Auch Wilischanin constatirte beim Firnissen von Hunden eine Zunahme der Harnstoffausscheidung (s. S. 897). Schon grössere Schwankungen der umgebenden Temperatur üben einen Einfluss auf die Intensität der Stoffwechselvorgänge aus. Im Allgemeinen sind die letzteren

um so bedeutender, je niedriger die Lufttemperatur ist, in der die Individuen leben (Crawford, Lavoisier, Vierordt, Liebermeister, Pflüger, Röhrig, Zuntz, Colasanti, Finkler). Zur Erklärung des eigenthümlichen Einflusses der Hauterregungen auf den Stoffwechsel haben Röhrig und Zuntz darauf hingewiesen, dass, da die Muskeln mehr als 40 pCt. der Gesammtkörpermasse ausmachen, auch jedenfalls die ausgiebigsten Zersetzungsvorgänge in ihnen sich abspielen. Weiterhin schliessen sie, dass durch die sensiblen Nervenfasern der Haut der Stoffumsatz im Muskel ausserordentlich beeinflusst werden könne und glauben, dass dieses entweder durch die motorischen Nerven wie bei der Contraction oder durch die vasomotorischen Nerven vermittelt werde. Sie stellen sich also vor, dass die durch die wechselnden Temperaturverhältnisse der Haut ausgelösten Temperaturempfindungen reflectorisch die Stoffwechselvorgänge in den Muskeln beeinflussen.

6. Reizungen der Haut beeinflussen bei einer gewissen Stärke reflectorisch **die glatte Musculatur der Eingeweide**, besonders des Verdauungstractus und des Urogenitalapparates. Durch chemische und Kältereize wird die Peristaltik angeregt und durch Application von Senfteigen, Canthariden, Eis, Glüheisen lassen sich Uteruscontractionen auslösen (Röhrig, Schlesinger). Letztere treten besonders ein bei mechanischen und elektrischen Reizungen der Haut der Brustwarze des Menschen (Scanzoni, Freund).

7. Durch Hautreize wird auch die **Absonderungsgeschwindigkeit der Leber** hemmend beeinflusst (Röhrig). Dieselben sollen **Harnausscheidung** steigern.

8. Eine ausgedehnte Verwendung in der Heilkunde findet der sympathische Einfluss der Haut auf **Schmerzzustände in inneren Organen und bei Neuralgien**. Dieselben werden durch Hautreize gemildert, unter Umständen selbst gestillt, indem die Sensibilität im Ganzen herabgesetzt wird (Serebolini). Ausserdem beruht dieser schmerzlindernde Einfluss in einer Reflexcontraction der Arterien in den afficirten Organen (Brunton) mit folgender Verringerung des Blutgehaltes.

Anhang. **Die Folgen der Unterdrückung der Hautthätigkeit bei den Säugethieren.**

Obgleich die Unterdrückung der Hautfunctionen den Organismus in Verhältnisse bringt, welche bedeutend von normalen, physiologischen Zuständen abweichen, so mag dennoch eine kurze Besprechung dieses Gegenstandes durch den Umstand gerechtfertigt erscheinen, dass durch die künstliche Unterdrückung der Hautthätigkeit die vorstehend besprochenen regulatorischen Verrichtungen der Haut in das rechte Licht gestellt werden.

Die ersten experimentellen Arbeiten über die Unterdrückung der Hautthätigkeit wurden im Anfang der 40er Jahre von Fourcault, Ducrot, Becquerel und Breschet unternommen, indem genannte Forscher die Haut verschiedener Thiere

mit einer impermeablen Schicht von Firniss oder dergleichen überzogen. Dabei beobachteten sie, dass die Versuchsthiere nach kürzerer oder längerer Zeit starben. Weiterhin wurden entsprechende Versuche, namentlich an Kaninchen, angestellt von Magendie, Gluge, Gerlach, Bernard, Laschkewitz, Edenhuizen, Krieger, Röhrig, Sokoloff, Lomikowsky u. A. Diese Versuche führten zur Aufstellung des physiologischen Lehrsatzes, dass jedes Thier sterben muss, wenn $^1/_8$—$^1/_6$ seiner Körperoberfläche mit Firniss überzogen ist. Röhrig behauptete sogar, dass Kaninchen schon nach Ueberstreichen beider Flächen der Ohrmuscheln mit einer undurchlässigen Flüssigkeit zu Grunde gehen.

Die Richtigkeit dieser Anschauung über die enorme Gefährlichkeit der Unterdrückung der Hautthätigkeit erschien zweifelhaft, als 1877 Senator nachwies, dass vom Menschen das Ueberfirnissen der Haut ohne besondere Nachtheile ertragen wird. Auf die Thiere schien jedoch von den Physiologen diese neue Erfahrung nicht übertragen zu werden, bis diese Frage durch Ellenberger und Hofmeister mit ihren Versuchen an Hunden, Schweinen, Schafen und Pferden entschieden wurde. Nach diesen beiden Forschern haben noch Schleicher und Arnheim diese Frage behandelt und Wilschanin über den Einfluss des Bedeckens der Haut mit Firniss auf die Stickstoffmetamorphose im Organismus des Hundes gearbeitet.

Auf Grund der Untersuchungen von Elllenberger und Hofmeister kann als feststehend angenommen werden, dass die Haussaugethiere durch Bedecken eines grossen Theiles der Haut ($^1/_2$—$^1/_6$) mit Firniss nicht zu Grunde gehen. Schafe scheinen das Ueberfirnissen am wenigsten ertragen zu können; der Tod, welcher bei einem Versuchsschaf eintrat, war zwar nicht allein auf das Firnissen zurückzuführen, konnte jedoch nach dem Sectionsbefunde mit als Folge des Eingriffes betrachtet werden. Auf Hunde und Schweine scheint dasselbe keinen erheblichen Einfluss auszuüben. Das Allgemeinbefinden der Pferde wird durch diese Procedur zwar in erheblichem Grade beeinträchtigt, der Tod jedoch nicht herbeigeführt.

Die Folgen, welche die Unterdrückung der Hautthätigkeit auf die Organverrichtungen des Organismus ausübt, sind mit denen zu vergleichen, welche nach Anwendungen von mässigen Hautreizen auftreten. Ellenberger und Hofmeister beobachteten bei allen Versuchsthieren (ausgenommen die Schweine);

1. Ein Sinken der Innentemperatur des Körpers bei Schafen um 1—2° und bei Pferden selbst um 1—3° nach einem vorübergehenden Ansteigen.
2. Eine Verlangsamung und Vertiefung der Athemzüge; bei Pferden Sinken der Zahl der Athemzüge bis auf 4 pro Minute.
3. Eine Steigerung der Zahl der Pulse; bei Pferden um 10—20 und darüber pro Minute.
4. Eine gewisse Mattigkeit, geringe Munterkeit, eine vorübergehende Störung des Appetites, Muskelzittern, leichte Ermüdung.

Bei den Schweinen wurden ausser einem Sinken der Körpertemperatur um ca. 1° in der ersten Zeit nach dem Anstriche und einem Zurückbleiben in der Entwickelung keine weiteren Störungen beobachtet. — An den Pferden traten fast stets klonische Zuckungen be-

sonders der Bauch- und Kruppenmuskeln ein; ödematöse Schwellungen am Bauch und den Extremitäten wurden beobachtet, und ausserdem wurde bei Pferden vorübergehende Polyurie und **Steigerung der Harnstoffausfuhr** (und somit des Stoffwechsels) wahrgenommen. Das letztere beobachtete auch Wilischanin bei Hunden, welcher bei einem Ueberfirnissen von nur $^1/_7$ der Körperoberfläche und bei Fleischfütterung eine Zunahme der Harnstoffausfuhr um 6 pCt. feststellte.

Die bei den Versuchsthieren auch von anderen Forschern beobachteten Erscheinungen lassen sich nicht allein auf eine Unterdrückung der Hautperspiration, eine Retention von CO_2 und anderen Stoffen zurückführen, sondern sie erklären sich aus den oben besprochenen regulatorischen Beziehungen der Haut zu verschiedenen lebenswichtigen Verrichtungen des Organismus. Wenn der Tod bei empfindlichen Thieren (Schafe) und ausgedehnter energischer Unterdrückung der Hautthätigkeit eintritt, so dürfte derselbe nach heutiger Anschauung, wahrscheinlich wegen innerer Erkältung veranlasst, durch zu grosse Wärmeverluste eintreten. Dafür sprechen auch die Sectionsergebnisse, welche mit denen beim Erfrieren gewisse Aehnlichkeit haben. (Lonikowsky.) Das Zustandekommen der grossen Wärmeverluste mit ihren todtbringenden Folgen wäre vielleicht folgendermaassen zu erklären. Wie wir oben (S. 893) gesehen haben, ist die Regelung der Körpertemperatur abhängig von der Schärfe der Sensibilität der die Temperaturempfindungen vermittelnden Hautnerven. Sind die Temperaturempfindungen unklar oder falsch, so erhält das Temperaturcentrum falsche Vorstellungen über die Ausgleichsverhältnisse zwischen Haut- und Aussentemperatur, es vermag in Folge dessen nur unvollkommen zu reguliren. Durch das Firnissen leidet die Perceptionsfähigkeit der Hautnerven. Sie werden zunächst gereizt, wodurch es zur Erhöhung der Wärmeproduction mit Verminderung der Ausstrahlung kommt. Hierauf aber folgt eine Abstumpfung der Nerven mit Erschlaffung der Hautgefässe. In Folge dieser Hyperämie der Haut liegen die Hautnerven beständig in einer höher als normal temperirten Umgebung, wodurch ihnen eine höhere Aussentemperatur vorgetäuscht wird. Indem die Hautnerven diese falsche Wahrnehmung dem Temperaturcentrum übermitteln, geräth dieses in Ruhe, und es tritt eine Verminderung der Wärmebildung mit gleichzeitiger Erhöhung der Ausstrahlung ein. Eine Zuführung von Aussenwärme vermag dieses Missverhältniss nicht auszugleichen (Sokoloff), weil die mangelhafte Empfindungsfähigkeit der Hautnerven die gesunkene Thätigkeit des Temperaturcentrums nicht wieder anzuregen vermag.

Lonikowsky schliesst aus seinen bei Kaninchen angestellten Versuchen, dass die unmittelbare Todesursache des Firnisstodes die von ihm beobachteten entzündlichen Vorgänge in den Venen sind. Er fand an denselben die Tunica externa graublass, leicht ablösbar und eine geröthete Intima. Auf diese Veränderungen führt er auch die Albuminurie zurück, welche bei seinen Versuchsthieren vorhanden war.

4. Der Geschmackssinn.

Von

Ellenberger.

Wir schliessen den Geschmackssinn direkt an die Hautsinne an, weil er diesen sehr nahe steht. Er wird durch eine cutane Schleimhaut, d. h. durch eine Haut vermittelt, welche der äusseren Haut in Bezug auf die anatomischen Verhältnisse sehr ähnlich und offenbar nur als eine direkte Einstülpung derselben aufzufassen ist. Allerdings wird die im Uebrigen mit dem Gefühls-, Tast-, Temperatur- und Raumsinn ausgerüstete Schleimhaut der Mundhöhle erst dadurch zu einem die Geschmacksempfindung vermittelnden Organe, dass sie mit besonderen Nervenendapparaten, die einem besonderen Sinnesnerven als Vorbau aufsitzen, ausgerüstet ist.

G. Jäger geht soweit, zu behaupten, dass auch die äussere Haut einen gewissen Grad von Geschmackssinn besitze; der Mensch hat nach ihm die Fähigkeit, chemische Qualitäten mit der Haut wahrzunehmen. Jäger giebt in dieser Richtung an, dass nicht allein verschiedenartige Festkorper (z. B. Pelzsorten u. dgl.), sondern, dass auch Flüssigkeiten mittelst eines Griffs in dieselben, z. B. in Wein, Bier, Kupfervitriollösungen (bis 1 : 1000) zu erkennen und vom Wasser sehr wohl zu unterscheiden seien. Sonach wäre der Unterschied zwischen dem Geschmackssinne der Haut und demjenigen des Mundes darin zu suchen, dass die Mundtheile in viel höherem Grade für chemische Einwirkungen empfindlich seien als das Integument. Die chemischen Qualitäten des Hautsinnes sind allerdings andere als die des eigentlichen Geschmackssinnes; sie werden in Form von Tastempfindungen und zwar auch dann wahrgenommen, wenn eine verschiedene mechanische Einwirkung gar nicht stattfindet. Dies ist in der specifischen Energie der Hautnerven begründet.

Das Geschmacksorgan. 1. **Das periphere Endorgan.** Bestimmte Theile der Mundschleimhaut dienen dem Geschmackssinne; es sind dies die Zungenwurzel mit den Papillae vallatae und foliatae, die Zungenränder mit den Papillae fungiformes u. dergl. und die Zungenspitze, während der Zungenrücken am Geschmack unbetheiligt ist. Ausserdem dürften vielleicht noch in Betracht kommen der freie Rand und die Seitentheile (vielleicht sogar die ganze orale Fläche) des Gaumensegels und die Arcus palato-glossi. Wahrscheinlich ist es, dass auch die orale Fläche des Kehldeckels, der harte Gaumen und die Backen am Schmecken betheiligt sind. In dem Epithel der zuerst genannten Schleimhautparthien finden sich die eigentlichen Nervenendapparate, die Geschmacksorgane



Fig. 267. Umwallte Papille vom Schweine, Goldchlorid-Behandlung. (Csokor.)

im engsten Sinne, nämlich die Schmeckbecher (Geschmacksknospen), deren Geschmackszellen frei, also nicht von verhornten Zellen bedeckt sind. Die Geschmacksknospen finden sich besonders an den Papillae

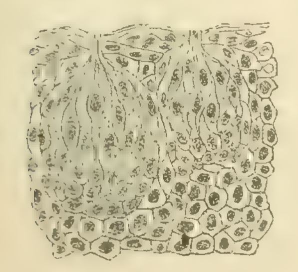


Fig. 268. Schmeckbecher vom Pferd aus dem Meyer'schen Organ. (Csokor.) Ueberosmium- und Carmintinction.



Fig. 269. Zellen aus einem Schmeckbecher des Pferdes, isolirt. (Csokor.) *a* Stützzellen, *b* granulirte Zellen, *c* Sinneszellen. Drittelalkohol, Ueberosmium und Pikrocarmin.

vallatae, foliatae und fungiformes. Im Uebrigen findet man im Zungen- und Lippenepithel viele Sinneszellen, die aber wohl dem Tast-, Fühl-, Temperatur- und Raumsinn dienen. Thatsächlich stellen die Zunge und die Lippen ausgezeichnete Tastorgane dar.

In dem Epithel der Backen und des harten Gaumens habe ich becherähnliche Gebilde gefunden, die aber von den Schmeckbechern verschieden sind und für die Vermittelung der Geschmacksempfindung nicht in Betracht kommen dürften.

2. **Der Leitungsnerv.** Die Zunge wird von 3 Nerven, dem N. hypoglossus, N. lingualis und N. glossopharyngeus versorgt. Ausserdem sendet auch der N. facialis durch die Chorda tympani Fasern in dieselbe. a) Der N. hypoglossus ist der Bewegungsnerv für die Zunge und kommt für die Vermittelung von Geschmacksgefühlen nicht in Betracht. b) Der N. lingualis ist der sensible Nerv der Zunge. Dies beweist ausser vielem Anderem schon die Thatsache, dass er bei denjenigen Thieren, deren Zunge wesentlich als Tastorgan benutzt wird, sehr gut ausgebildet ist. Es ist nun fraglich, ob er neben seiner Function als sensibler Nerv auch noch als Geschmacksnerv in Betracht kommt. In seiner Bahn befinden sich zweifellos Geschmacksfasern.

welche die Zungenränder und die Zungenspitze versorgen. Es ist aber höchst wahrscheinlich, dass diese Fasern dem N. glossopharyngeus entstammen. c) Auch die Chorda tympani enthält Geschmacksfasern, weshalb man den N. facialis als Hülfs-Geschmacksnerven herangezogen hat. Die Geschmacksfasern der Chorda entstammen aber nicht dem N. facialis, sondern dem N. glossopharyngeus. d) Der letztere Nerv ist ganz zweifellos Geschmacksnerv; auch ist es höchst wahrscheinlich, dass er der einzige Geschmacksnerv ist. Er verbreitet sich in denjenigen Regionen der Mundhöhle, in denen erfahrungsgemäss am besten geschmeckt wird und da, wo sich die meisten Schmeckbecher finden. Bei einseitiger Durchschneidung des Nerven verschwinden die Schmeckbecher auf der betreffenden Seite, während der Nerv degenerirt und die betreffenden Schleimhautparthien für Geschmackseindrücke unempfindlich werden.

Es soll hier nicht verschwiegen werden, dass die Ansichten darüber, ob der N. glossopharyngeus der alleinige Geschmacksnerv sei oder ob der N. lingualis ebenfalls Geschmacksempfindungen vermittele, noch sehr getheilt sind und dass die Ergebnisse der angestellten Experimente einander theilweise widersprechen.

3. Ueber den Sitz des **psychischen Centralorganes** (psychogeustisches Centrum) schwanken die Ansichten. Es scheint im Lobus falciformis, vielleicht im Gyrus uncinnatus oder im Gyrus hippocampi zu liegen. Jedenfalls liegt es dem Geruchscentrum sehr nahe.

Reize für das Geschmacksorgan und Objecte des Geschmackssinnes. Von den allgemeinen Reizen können thermische Reize den Geschmacksnerven nicht erregen; wahrscheinlich ist dies auch mit mechanischen Reizen der Fall. Leitet man dagegen einen constanten elektrischen Strom durch die Zunge, dann entsteht an der Stelle des Stromeintritts, an der Anode, ein säuerlich metallischer und an dem Stromaustritte, an der Kathode, ein herber, scharfer, brennender, etwas alkalischer, wohl auch bitterlicher Geschmack. Diese Geschmacksempfindungen bestehen so lange, als der Strom anhält. Am deutlichsten sind sie bei Schluss und Oeffnung. Schnell intermittirende Ströme verursachen keine Geschmacksempfindung. Die Ansichten darüber, ob es sich bei den genannten, durch die Durchleitungen des constanten Stromes erzeugten Empfindungen um das Entstehen von Elektrolyten (an der Zungenoberfläche, im Zungengewebe resp. am Nerven etc.) oder um eine wirkliche elektrische Erregung der Geschmacksnerven handelt, sind noch getheilt. Die Wahrscheinlichkeit spricht aber zu Gunsten der Annahme der directen Erregung der specifischen Energie der Geschmacksnerven und wohl auch der Centralapparate derselben. Theilweise mögen die genannten Empfindungen auch durch Erregung von Gefühlsnerven der Zunge entstehen, wie z. B. das stechende Gefühl. Zu beachten ist noch, dass nicht blos bei directen Reizungen der Zungen- und Mundschleimhaut, sondern auch bei Application an der Wange, Schläfe, im äusseren Gehörgange, am Nacken und wohl auch am Rücken der elektrische Geschmack auftritt.

Der specifische, adäquate Reiz für den Geschmacksapparat ist chemischer Natur; er ist gegeben in gelösten oder in der Mundflüssigkeit löslichen chemischen Körpern. Es sind aber nicht alle löslichen und gelösten Körper, sondern nur die sogenannten schmeckenden (schmeckbaren) Substanzen Erreger für den Geschmacksnerven. Diese Thatsache mag ihre Erklärung in gewissen Atom- und Molecularverhältnissen der Körper oder in den durch sie veranlassten, ihnen anhaftenden Aetherschwingungen ihre Ursache finden. Bis jetzt ist es uns aber unbekannt, welche Eigenschaften es sind, welche gewissen Körpern die Fähigkeit verleihen, den Geschmacksapparat specifisch zu erregen. Demokrit nahm an, dass die schmeckbaren Stoffe durch eine ganz besondere Form ihrer Atome, der schmeckenden Atome, ausgezeichnet seien. Gase können offenbar nicht geschmeckt werden, obwohl dies mehrfach (J. Müller, Stich) behauptet worden ist. Alle unlöslichen Substanzen sind geschmacklos. Während die gelösten, schmeckenden Stoffe durch Imbibition und Hydrodiffusion bis zu den Schmeckzellen vordringen können, vermögen dies die ungelösten und die colloiden Körper nicht. Deshalb hindert auch ein zäher Belag auf der Zunge das Schmecken. Ebenso ist dies aber auch bei Trockenheit der Zunge der Fall; nur mit der feuchten Zunge kann gut geschmeckt werden.

Ueber den **Vorgang des Zustandekommens** der Geschmacksempfindung wissen wir nichts. Offenbar handelt es sich um die Einwirkung einer Bewegung (z. B. specifischer Axendrehungen des schmeckenden Moleculs oder allgemeiner Bewegungen [Aether- und Luftschwingungen]) auf die Nervenenden. Jäger nennt die chemische Sinnesempfindung eines Geschmacks einen Reizungsvorgang von specifischem Rhytmus. Demokrit 468 a. Chr.) leitet die Geschmacksempfindung von der Form der sogenannten schmeckenden Atome ab.

Die **Reactionszeit** (s. S. 861) der Geschmacksempfindung, die Zeit, welche verfliesst von der Einwirkung der schmeckenden Substanz bis zur Vorstellungsäusserung von der Geschmacksempfindung, bis zur Signalgebung, ist nach der Natur der schmeckenden Substanzen sehr verschieden. Sie schwankt von 0,15—0,9 Sekunden.

Chlornatrium (das Salzige) wird am frühesten geschmeckt, dann folgt süss, dann sauer, dann bitter (Chinin nach 0,258 Secunden). Auch in Gemischen verschiedener Geschmacksstoffe äussert sich diese Verschiedenheit in der Schnelligkeit des Zustandekommens der einzelnen Empfindungen. Interessant ist es, dass die Gefühlsempfindungen der Zunge rascher zum Bewusstsein kommen als die Geschmacksempfindungen. Die Berührung der Zunge beim Betupfen mit der Schmecksubstanz kommt stets früher zum Bewusstsein als der Geschmack. Die Versuche, bei denen die Individuen zwischen 2 schmeckenden Substanzen zu unterscheiden hatten, führten zu Ergebnissen, welche Exner in folgendem Gesetze zusammenfasst: Wenn man mit destillirtem Wasser und einer schmeckbaren Substanz oder mit zwei schmeckbaren Substanzen abwechselnd Vexirversuche an der Zungenspitze vornimmt, dann wird die Erkenntnisszeit der einen (bei den Versuchen mit Wasser und einer Schmecksubstanz) oder beider (bei den Versuchen mit zwei Schmecksubstanzen) desto länger, je länger die Reactionszeit der schmeckbaren Substanzen bei der einfachen Betupfung ist.

Geschmacksqualitäten. Man unterscheidet in der Regel vier Hauptformen des Geschmacks (Geschmacksqualitäten): süss, salzig, bitter und sauer (und eventuell noch laugenartig). Sauer schmecken die Säuren, (laugig die Alkalien), salzig viele Salze, bitter viele Alkaloide, süss die mehratomigen Alkohole mit höherem Kohlenstoffgehalt. Diese vier Hauptformen der Geschmacksempfindung lassen sich nicht in speciellere Qualitäten und Empfindungselemente zerlegen. Es giebt also keine verschiedenen Arten der vier Geschmacksempfindungen. Reine Geschmacksempfindungen veranlassen nur die bitteren und die süssen Stoffe, dann folgt das Salzige, welches in starker Concentration auch die sensiblen Fasern erregt und dann das Saure, welches dies schon in schwächerer Concentration thut. Da die Zunge, wie erwähnt, auch Tastorgan ist, so beruht vieles auf Tastempfindung, was wir Geschmack nennen, z. B. der zusammenziehende, brennende, laugenartige Geschmack. Das sind reine Gefühlsempfindungen. Anders ist dies beim salzigen und sauren Geschmack. Die salzigen und sauren Stoffe wirken in schwacher Concentration resp. in grosser Verdünnung nur auf die Geschmacksnerven ein, erst in stärkeren Concentrationen erregen sie auch die Tast- resp. Gefühlsnerven. Manche schmeckenden Stoffe wirken ekelerregend. Diese Empfindung hat aber mit der Geschmacksempfindung nichts zu thun.

Zwischen den vier Geschmacksarten giebt es keine continuirlichen Uebergänge von einer derselben zu irgend einer der anderen, etwa in Form einer Serie qualitativ verschiedener Empfindungen, wie dies bei den Farben unter einander und den Tönen unter einander der Fall ist. Die einfachen Geschmacksempfindungen lassen sich auch nicht wie die Farben zu neuen, nicht in ihre einfachen Bestandtheile zerlegbaren Empfindungen mischen. Ein Gemisch von verschiedenen Schmecksubstanzen lässt sich durch den Geschmackssinn in die einzelnen Arten (süss, bitter, sauer, salzig) zerlegen; es bildet keine neue Geschmacksart. In dieser Hinsicht gleicht der Geschmack dem Gehör, welches im Stande ist, die einzelnen Töne eines Accordes zu hören. Da es keine Uebergänge zwischen den vier Geschmacksarten giebt, so hat man dieselben auch wohl als verschiedene Modalitäten und nicht als Qualitäten desselben Sinnes betrachtet und den Geschmackssinn in vier Sinne zerlegt (Oehrwall).

Die Intensität und Feinheit des Geschmacks. Die Intensität und die Feinheit der Geschmacksempfindung sind von verschiedenen Umständen abhängig, und zwar:

1. Von der Thierspecies. Der Geschmack ist bei den einzelnen Thierarten sehr verschieden entwickelt, und zwar unter den Hausthieren am wenigsten beim Schwein und Rind, besser beim Pferd und am besten bei Hund und Katze. Die herbivoren Thiere haben Vorliebe für süsse und salzige Geschmäcke, während ihnen sauer und bitter unangenehm ist u. s. w.

2. Von der Individualität. Manche Individuen haben einen feinen, gut entwickelten Geschmack, andere können die gröbsten Geschmacksunterschiede nicht sicher feststellen. Diese Verschiedenheit in der Fähigkeit zu schmecken ist zum Theil angeboren, zum Theil

aber ist sie auch die Folge von Uebung resp. die Folge des Mangels an Geschmacksübung. Der Geschmackssinn kann nämlich durch Uebung sehr bedeutend ausgebildet und vervollkommnet werden.

Bei verschiedenen Individuen veranlasst nicht selten derselbe Schmeckstoff verschiedene Empfindungen; das beruht auf einer individuellen Disposition und eventuell auf Idiosynkrasien. Auch bei demselben Individuum verursacht derselbe Geschmacksstoff nicht stets die gleichen Empfindungen. Das hängt von augenblicklichen Dispositionen, Gesundheit, Krankheit u. s. w. ab. Auch die Gemeingefühle haben einen Einfluss auf die Geschmacksempfindung (Trauer, Freude, Angst, Ekel u. s. w.), ebenso vorhergegangene Genüsse u. s. w.

3. Von der Quantität und der Concentration des schmeckenden Körpers. Bei jedem Körper ist natürlich eine bestimmte Concentration nöthig, bis er schmeckbar wird (Schwelle der Geschmacksempfindung). Mit steigender Concentration der Schmecksubstanz steigt der Grad der Geschmacksempfindung. Die Geschmacksqualitäten sind aber unabhängig von der Concentration; sie bleiben unverändert. Die Körper mit specifischen Geschmäcken vertragen oft sehr grosse Verdünnungen, ehe das Sinken des Reizes unter die Schwelle eintritt. Valentin hat auf Grund seiner Versuche die Körper in Bezug auf den Schwellenwerth in einer Weise geordnet, in welcher die oben stehenden bei fortgesetzter Verdünnung am ehesten unschmeckbar wurden; es folgen: Syrup, Zucker, Kochsalz, Aloe, Chinin, Schwefelsäure. Chinin verträgt eine 20 mal stärkere Verdünnung als Kochsalz; von ersterem ist nach Valentin $^1/_{34000}$ *g* noch schmeckbar, von letzterem $^1/_{1500}$ *g*. Nach Camerer genügen noch 0,0024 *mg* ClNa, um am Zungenrande und an der Zungenspitze eine Schmeckempfindung hervorzurufen. Eine Verdünnung der Schwefelsäure von 1 : 30,000 schmeckt noch deutlich sauer (Oehrwall).

4. Von der Stärke der Erregung des Geschmacksorganes, d. h. von der Schmeckkraft der schmeckbaren Substanz (s. ad 3).

5. Von dem Grade der Löslichkeit der Körper ist die Intensität des Geschmacks unabhängig. Oft schmecken leicht lösliche Körper sehr schwach und schwer lösliche sehr stark.

6. Von den zufälligen Verhältnissen der Zunge. Trockenheit der Zunge, Belag auf derselben, Hyperämie und Entzündung derselben beeinträchtigen den Geschmack.

7. Von der Grösse der afficirten Fläche und der Zahl der erregten Nervenfasern. Dass dies wirklich der Fall ist, wurde durch Camerer und Exner festgestellt. Der letztere betupfte grössere und kleinere Stellen der Zungenspitze, der erstere eine bestimmte Zahl, 1, 2, 3 und mehr umwallte Papillen mit der schmeckenden Substanz. Je grösser die berührte Fläche, je grösser die Zahl der betupften umwallten Papillen war, um so intensiver war der Geschmack.

8. Von der Dauer der Einwirkung des Schmeckreizes. Die Geschmacksempfindung wächst, im Gegensatze zur Geruchsempfindung,

mit der Dauer der Einwirkung des adäquaten Reizes. Rasch abgeschluckte Dinge schmecken oft gar nicht. Hierzu ist aber noch zu bemerken, dass zu sehr verlängertes Schmecken desselben oder eines nahe verwandten oder eines sehr intensiven Geschmacksstoffes die ganze Geschmacksempfindung, namentlich auch die für nachfolgende Schmeckstoffe sehr stört.

9. Von der Innigkeit der Berührung der Schmeckstoffe mit der schmeckenden Fläche. Substanzen, die in die Furchen der Papillen förmlich eingerieben werden, veranlassen eine viel intensivere Geschmacksempfindung als solche, die nur leicht aufgetupft werden. Um die Innigkeit der Berührung herzustellen, wird beim Schmecken die Zunge am Gaumen, an den Backen u. dergl. gerieben.

10. Von der Bewegung der schmeckbaren Substanzen. Die Zunge wird hin und her bewegt, um die schmeckbaren Substanzen mit allen schmeckenden Stellen in Berührung zu bringen und die berührte Fläche zu vergrössern. Die Bewegungen der Zunge und die Reibung derselben an den benachbarten Theilen sind zwei Hauptbedingungen des guten Schmeckens. Welches Gewicht auf die Bewegung der schmeckbaren Substanzen zu legen ist, ergiebt sich aus dem Gebaren der Weinprober. Die Bewegung der Substanzen ist nicht blos nöthig, um für eine schmeckbare Substanz eine grosse Berührung zu schaffen, sondern auch, um bei Schmecksubstanzgemischen jede Schmecksubstanz mit derjenigen schmeckenden Stelle der Mundhöhle in Berührung zu bringen, welche specifische Energie für die betreffende Schmecksubstanz besitzt. Die Bewegungen der Zunge behufs Reibung an den benachbarten Theilen wirkt auch deshalb günstig, weil mechanische Reizungen der Zunge die Schmeckkraft, d. h. die Reizbarkeit der nervösen Schmeckapparate, steigern.

11. Von der Temperatur der schmeckbaren Substanz und der Schleimhaut der Mundhöhle. Die beste Schmecktemperatur dürfte zwischen 10 und 20° liegen. Heisses und kaltes Wasser heben vorübergehend den Geschmack auf. Bei zu grosser Kälte und zu hoher Wärme treten nur Temperatur- und Schmerz-, aber keine Geschmacksempfindungen mehr auf.

12. Von der zufälligen Erregbarkeit der Nerven. Dies ist z. Th. ad 2 schon erwähnt worden. Jede Abkühlung der Nerven mindert ihre Erregbarkeit u. s. w.

13. Von etwaigen vorherigen Einwirkungen. Geschmacksnerven, die durch einen bestimmten Geschmacksstoff erregt wurden, werden für andere Geschmäcke je nachdem empfindlicher oder weniger empfindlich. Es gilt im Allgemeinen die Regel, dass sehr intensive Geschmäcke die Empfänglichkeit für nachfolgende, namentlich für ähnliche Geschmäcke, mindern. Einen wirklichen Contrast der Geschmäcke scheint es dagegen nicht zu geben.

14. Von der Mischung der Geschmacksstoffe. Die Wirkung eines Geschmacksstoffs auf den Geschmacksapparat ist sehr davon ab-

hängig, ob er allein oder mit anderen Stoffen zugleich auf den Apparat einwirkt. Auf dieser Thatsache beruht die sogenannte **Geschmackscorrection**, die Compensation der Geschmäcke. Die Zuführung eines Geschmacksstoffs zu einem anderen Stoffe, der zu stark oder widerwärtig schmeckt, ändert oft den Geschmack des letzteren, ohne dass eine chemische Beeinflussung der beiden Geschmacksstoffe aufeinander besteht, bedeutend und zwar in einer Weise, die in keinem Verhältnisse zu der durch die Mischung bewirkten Verdünnung steht. Es bestehen hier also gewisse unbekannte Beziehungen der Stoffe zu einander, die aber nicht chemischer Natur sind. Es muss sich wohl, wie bei der Interferenz in der Optik und Acustik, um mechanische Vorgänge handeln. Zwei neben einander verlaufende Schwingungen können sich gegenseitig in ihrer Wirkung abschwächen. Manche Geschmäcke werden durch andere sehr leicht, manche aber auch sehr schwer corrigirt. Jäger behauptet, dass massive Geschmäcke durch einen geringen Zusatz der billionsten Verdünnung eines anderen Geschmacksstoffs corrigirt werden können. Zucker hebt den Geschmack von Säuren ziemlich auf. Das Bittere ist schwer zu compensiren. — Dass bei chemischen Einwirkungen der Stoffe auf einander die Geschmacksempfindung geändert oder aufgehoben wird, braucht wohl kaum erwähnt zu werden.

Gewisse Geschmäcke ertragen einander nicht; dies drückt das Gesetz der **Dissonanz** aus. Es kann z. B. kommen, dass zwei Geschmäcke zusammen, von denen jeder für sich einen angenehmen Geschmack hat, eine unangenehme Geschmacksempfindung hervorrufen (Disharmonie). Man muss annehmen, dass jeder der beiden Geschmacksstoffe einen regelmässigen Erregungsrhytmus habe resp. veranlasse, dass aber der des einen mit dem des andern nicht harmonisch sei.

Arbeitstheilung in der Mundhöhle und specifische Energie der Geschmacksnerven. Es fragt sich zunächst, ob eine schmeckbare Substanz an allen schmeckenden Stellen der Mundhöhle immer eine und zwar dieselbe Geschmacksempfindung erregt, oder ob die einzelnen Stellen des Geschmacksapparates nur bestimmte Geschmäcke vermitteln, z. B. der Zungengrund das Bittere, die Zungenspitze das Saure, die Zungenränder die anderen Geschmacksqualitäten u. s. w. Die Wahrscheinlichkeit spricht für die Arbeitstheilung innerhalb des Geschmacksapparates; die Art derselben ist aber nicht bekannt. Die angestellten Versuche haben ganz widersprechende Ergebnisse geliefert. Als feststehend kann nur gelten, dass gewisse Substanzen verschiedene Geschmacksempfindungen auf der Zunge und auf deren Basis verursachen (Horn, Picht, Guyot, Howell, Kastle, Vintschgau und Andere) und dass die Reactionszeit für den bitteren Geschmack auf der Zungenspitze länger als für die anderen Geschmacksarten (1 : 0,7), aber auf der Zungenbasis für alle Geschmacksarten ungefähr dieselbe ist. Es wird auch behauptet, dass Cocain die Empfindlichkeit der Zunge für den bitteren Geschmack, nicht aber die für die übrigen Geschmäcke aufhebe (Adducco und Mosso); dieser Behauptung wird aber vielfach widersprochen.

An die genannte Frage schliesst sich folgerichtig die weitere, ob die verschiedenen Geschmäcke durch eine verschiedene Erregung derselben Nervenfaser resp. desselben Endelementes hervorgerufen werden können, oder ob für die einzelnen Geschmacksempfindungen eigene Endelemente, also süss, sauer, salzig, bitter schmeckende Elemente zugegen sind. Wahrscheinlich ist es, dass verschiedene Geschmacksfasergattungen resp. verschiedene periphere und centrale Endapparate für die vier Grundqualitäten des Geschmacks vorhanden sind, dass also auch für den Geschmacksnerven das Gesetz der specifischen Energie der Nervenfasern gilt. Für diese Annahme sprechen sich Brücke, Fick, Exner, Oehrwall und viele Andere aus. Nach den Beobachtungen von Oehrwall verhalten sich die einzelnen Papillen (Papillae fungiformes), die übrigens für Berührung, Wärme und Kälte empfindlich sind, in Bezug auf die Perception der einzelnen Geschmacksarten verschieden zu einander. Einige vermitteln keine bitteren, wohl aber süsse, andere keine sauren, wieder andere keine süssen Empfindungen. Die Geschmacksempfindungen, die bei Betupfen einzelner Papillen zu Stande kommen, sind sehr deutlich; es giebt aber eine gewisse Anzahl von Papillen, die nicht schmecken. Mechanische Erregung der Papillen steigert die Intensität der Geschmacksempfindungen. Bemerkenswerth ist noch, dass eine Papille in der Regel nicht nur einer, sondern zwei Geschmacksempfindungen dient.

Verhältniss des Geschmackssinnes zu anderen Sinnen. Der Geschmackssinn steht mit dem Geruchssinn im innigen Zusammenhange; diese beiden Sinne unterstützen derart einander, dass es oft schwer zu sagen ist, ob eine Empfindung durch das Geruchs- oder durch das Geschmacksorgan vermittelt worden ist. Eine Abnahme des einen dieser Sinne schädigt auch den andern. Von vielen Stoffen sprechen wir, dass sie schmecken, während sie thatsächlich nur riechen, z. B. Vanille, Knoblauch, Asa fötida u. s. w. So ist auch die Bezeichnung »aromatischer, würziger Geschmack«, wie wir sie von vielen Stoffen anwenden, unrichtig, es handelt sich nur um eine Geruchsempfindung. Von anderen Stoffen sagt man, dass sie riechen, während sie thatsächlich nur geschmeckt werden, z. B. Chloroform.

Der Sehsinn unterstützt den Geschmack durch Erregung von Vorstellungen bestimmter Geschmäcke. Es ist bekannt, dass Weinkenner bei verbundenen Augen häufig den Geschmack des Weissweines nicht von dem des Rothweines unterscheiden können. Endlich steht auch der Gefühlssinn, wie dies oben schon betont wurde, in engen Beziehungen zum Geschmackssinn. Viele Stoffe erregen nicht die Geschmacks-, sondern nur die Gefühlsnerven oder die Temperaturempfindenden Nerven der Mundhöhle. Beim zusammenziehenden, stechenden, scharfen, beissenden Geschmack handelt es sich um Gefühls-, beim brennenden, kühlenden Geschmack um Temperatur-, aber nicht um Geschmacksempfindungen. Die Geschmacksnerven stehen auch in Beziehungen zu den Speicheldrüsen, sodass eine Erregung

der Geschmacksnerven in der Regel eine reflectorische Erregung der Speicheldrüsen im Gefolge hat.

Nachgeschmäcke. Bei manchen Stoffen hält der Geschmack noch lange nach dem Abschlucken oder Ausspucken derselben an; am meisten ist dies der Fall bei adstringirenden und bitteren Stoffen, bei Stoffen mit langer Reactionszeit. Es ist zweifelhaft, ob es sich darum handelt, dass der Erregungszustand des Endorganes und des Nerven noch nach Aufhören der Reizung durch den Schmeckstoff anhält oder ob Partikelchen von dem Schmeckstofte zurückgeblieben sind.

Zuweilen beobachtet man Nachgeschmäcke, die eine andere Qualität haben als der ursprüngliche Schmeckstoff; so giebt es süsse Stoffe mit bitterem, Zucker mit saurem Nachgeschmack und dergleichen. Die Ursachen dieser Erscheinung sind unbekannt.

Ob auch ein sogenanntes Abklingen der Geschmäcke vorkommt, ist zweifelhaft.

Subjective Geschmäcke (Binnenempfindungen, entoglossische Empfindungen). Zuweilen kommen Geschmacksempfindungen zu Stande, ohne dass Schmeckstoffe in die Mundhöhle eingeführt worden sind. Ein Theil dieser subjectiven Geschmäcke ist sicherlich objectiv, indem Stoffe, die im Blute kreisen, die Beschaffenheit des Speichels ändern. Es werden nämlich manche Schmeckstoffe, die vorher in das Blut eingetreten sind, durch die Mund- und Speicheldrüsen und durch Transsudationen eliminirt. Es können aber auch echte subjective Geschmäcke vorkommen durch Reizung der Geschmacksnerven oder des Geschmackscentrums durch Blutcongestion, Druck und dergleichen oder durch Reizung der Nervenenden durch Zersetzungsproducte des Körpers, die mit dem Blute zu den Geschmacksbechern kommen.

Bedeutung des Geschmackssinnes. Der Geschmackssinn ist ein Nahesinn. Er ist der Wächter bei der Nahrungsaufnahme und entscheidet gemeinsam mit dem Geruchssinne über die Nahrungswahl. Der Geschmackssinn bewahrt die Thiere vor der Aufnahme schädlicher Stoffe. Offenbar spielt hierbei der Instinct, (die von den Vorfahren und die von den Individuen selbst gemachten Erfahrungen) eine Rolle. Die Geschmacksempfindungen verknüpfen sich natürlich mit Vorstellungen, die zu den Begriffen des angenehmen und unangenehmen, des ekelhaften Geschmacks, des Schädlichen und Unschädlichen und dergleichen führen.

5. Gehör.

Von

J. Tereg,

Professor in Hannover.

Einleitung. Jene Empfindungen, welche durch die Organe des Gehörsinnes vermittelt werden, bezeichnen wir als Gehörsempfindungen. Der gesammte Apparat, dessen Vorhandensein das bedingt, was wir Hören nennen, gliedert sich, wie dies auch bei anderen Sinnesorganen der Fall ist, in drei Abschnitte: 1. Die periphere Endausbreitung des Sinnesnerven mit den Organen für Aufnahme der specifischen Reize 2. den leitenden Nerven selbst und 3. die centrale Endstation, die Hörsphare des Grosshirns. Während bei den übrigen, den Connex mit der Aussenwelt vermittelnden Sinnesapparaten, mit Ausnahme der für die Perception der Aetherwellen bestimmten Einrichtungen die Endausbreitungen des Sinnesnerven mit Epithelien in Verbindung stehen, die sammt und sonders ihre Lage in den oberflächlichsten Schichten der Körperpheripherie haben (Gefühls-, Geschmacks-, Geruchsnerven), finden wir bei den höher organisirten Thieren das specifische Sinnesepithel, mit welchem die Endigungen des Nervus acusticus in Beziehung treten, in dem Inneren eines Schädelknochens, dem Os petrosum, geborgen. Die mit Liquor cerebrospinalis durchsetzten Hohlräume dieses Knochens, das Labyrinth, füllt ein gleichfalls Lymphe enthaltendes, häutiges Kanalsystem fast vollständig aus. Letzteres fungirt als Träger für den Endapparat des Acusticus; es kann mit einem mehrfach verzweigten, in sich abgeschlossenen Schlauch verglichen werden, in welchen der Acusticus hineingewachsen ist. Die Erregung der in dem Schlauch vorhandenen Sinnesepithelien ist lediglich eine mechanische, bedingt durch die Wellenbewegung der in den Schlauch eingeschlossenen Lymphe (Endolymphe), eine Bewegung, die ihrerseits vermittelt wird durch die zwischen Schlauchwand und Wandung des knöchernen Labyrinths vorhandene Exolymphe (Liquor cerebrospinalis). Als causa movens dieser Flüssigkeitswellen müssen wir eine kleine, an ihrer Peripherie elastisch in einer dem Mittelohr zugekehrten Oeffnung (der fenestra ovalis) befestigte ovale Knochenplatte betrachten, welche sich quer durch den lufthaltigen Raum des Mittelohrs hindurch in ein Knochen-

gestänge (Kette der Gehörknöchelchen resp. Columella) fortsetzt, das an der medialen Seite des Trommelfells seine äussere Befestigung findet. Bewegt sich das Trommelfell, so bewegt sich auch die Knochenplatte (Steigbügelfussplatte). Bei vielen Wirbelthieren liegt das Trommelfell mit der äusseren Haut in einem Niveau, eine Anordnung, welche für die meisten Sauger nicht zutrifft, da bei ihnen über das Trommelfell hinaus eine knöcherne, in einen knorpeligen, mit Haut überkleideten Trichter auslaufende Röhre (Ohrmuschel) hervorragt. Diese Vorrichtung ermöglicht eine die Erregung von Flüssigkeitswellen im Labyrinth begünstigende Concentration der Bewegungsimpulse für das Trommelfell.

Jede schwingende Bewegung eines Körpers in beliebigem Aggregatzustande, die eine gewisse Intensität erreicht hat, erzeugt eine Gehörsempfindung, welche wir im allgemeinsten Sinne als Schall bezeichnen. Da das Gehörorgan der uns hauptsächlich hier interessirenden Wirbelthiere mit unwesentlichen Abweichungen dem des Menschen gleich gebaut ist und die Reactionen, welche bei Thieren auf Gehörseindrücke erfolgen, den Schluss gestatten, dass beim Thier durch schallerzeugende Ursachen dieselben physiologischen Vorgänge ausgelöst werden als beim Menschen, so haben wir das Recht, alle jene durch Gehörseindrücke erzeugten subjectiven Wahrnehmungen im Princip auch beim Thier unter gleichen Verhältnissen vorauszusetzen. In vielen Fällen ist aber schlechterdings seitens der Thiere eine objective Auskunft über einen zweifellos stattgehabten Sinneseindruck nicht zu erhalten, weshalb wir in dieser Beziehung vorwiegend auf unsere eigenen Erfahrungen angewiesen sind.

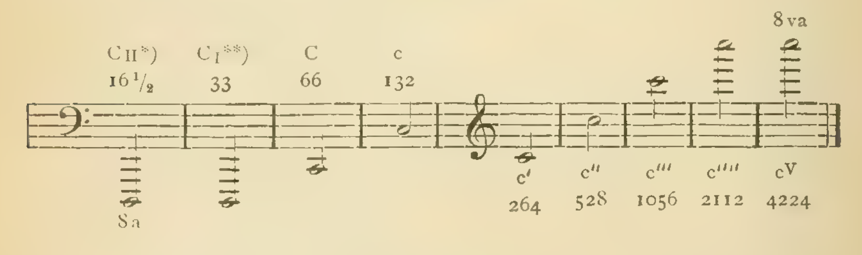
Feste schwingende Körper sind im Stande, durch Vermittelung der Kopfknochen ihre Schwingungen auf das Labyrinth zu übertragen. Hält man eine angeschlagene Stimmgabel in nicht allzu grosser Nähe so lange vor das Ohr bis nichts mehr zu hören ist, so tritt sofort eine Gehörsempfindung wieder auf, wenn man ihren Stiel an die Zähne setzt (Rinne's Versuch). Diese Eigenthümlichkeit hat man ursprünglich durch die Annahme einer directen Uebertragung der Schwingungen der Kopfknochen auf das Labryrinth erklären wollen, eine Ansicht, welche nach den Untersuchungen von Politzer nicht mehr haltbar ist. Derselbe lieferte durch Auscultation des Porus acusticus internus bei intactem und unterbrochenem Zusammenhang der Gehörknöchelchen den Beweis, dass die Schwingungen der Schädelknochen nicht direct zum Os petrosum, sondern auf dem Umwege: Trommelfell, Gehörknöchelchen, Foramen ovale dorthin gelangen, denn jedesmal wurde die Gehörsempfindung des Untersuchers beim Auscultiren des Präparates schwächer, sobald die Kette der Gehörknöchelchen getrennt wurde. Lucae gelangte mittelst graphischer Methode zu demselben Resultat. Einer derartigen Vermittelung der Kopfknochen zur Uebertragung der Schwingungen fester Körper bedarf es unter gewöhnlichen Umständen nicht, um Gehörswahrnehmungen hervorzurufen. Hierzu dient beim normalen Hören unter allen Umständen die durch die Schallquelle in Mitschwingung

versetzte atmosphärische Luft, welcher die Eigenschaften eines elastischen Mediums zukommen.

Physikalisches. Schwingende Bewegungen können auf mancherlei Art entstehen und zur Ursache eines Schalles werden. Reiben wir einen Stab seiner Länge nach, so erzeugt die Elasticität des Stabes stehende Schwingungen, die Savart durch die Stösse des Stabendes gegen eine Spitze dem Auge sichtbar gemacht hat. Wir vernehmen auch einen Schall, wenn wir einen Stab in longitudinale Schwingungen versetzen. Ebenso erzeugen die transversalen Schwingungen von Stäben, Saiten oder Membranen (Stimme, Sprache), sobald sie hinreichend rasch sind, die Schwingungen von Platten und Glocken, sowie die drehenden Schwingungen der Stäbe Gehorsempfindungen. In den berührten Fällen handelt es sich um regelmässige periodische Schwingungen der Körper in Folge ihrer Elasticität.

Unter einer periodischen Bewegung verstehen wir eine solche, welche nach genau gleichen Zeitabschnitten immer in genau derselben Weise wiederkehrt. Die Länge der gleichen Zeitabschnitte, welche zwischen einer und der nachsten Wiederholung der gleichen Bewegung verfliesst, nennen wir die Schwingungsdauer oder die Periode der Bewegung. Variirt die Bewegungsintensität innerhalb der Schwingungszahlen 16 bis 40 000 p. Sec. (im Bereich von ca. 11 Octaven), so bezeichnen wir die betreffende Schallempfindung als Klang. Schwingungen ausserhalb dieser Grenzen sind für unser Ohr nicht mehr wahrnehmbar. Die Grenzen für die ohne Mühe zu unterscheidenden Klänge mit musikalischem Character liegen zwischen den Schwingungszahlen 40 und 4000 p. Sec. Je grösser die Schwingungszahl (je kleiner demnach die Schwingungsdauer), desto höher erscheint uns der Klang. Die Zahl der Schwingungen der Klänge verschiedener Hohe zu ermitteln, gelang durch die von Seebeck erfundene, von Dove und Helmholtz verbesserte Sirene, welche direct durch das Instrument hervorgerufene Luftschwingungen zu messen gestattet.

Als conventionelle Bezeichnung für die Höhe des Klanges hat man Buchstaben gewählt, welche in der Reihe C D E F G A H c aufeinanderfolgen und deren Schwingungszahlen sich zu einander verhalten wie $1 : {}^9/_8 : {}^5/_4 : {}^4/_3 : {}^3/_2 : {}^5/_3 : {}^{15}/_8 : 2$ oder wie 24 : 27 : 30 : 32 : 36 : 40 : 45 : 48. Ein Klang, welcher doppelt soviel Schwingungen in gleicher Zeit vollführt als ein anderer, wird als die Octave des ersteren bezeichnet. Der mit dem grossen lateinischen C bezeichnete Klang bedarf zu seiner Erzeugung 66 Schwingungen eines elastischen Körpers in der Secunde. Die Klänge bis incl. H bilden die grosse Octave, von c bis h die kleine und es folgen dann die eingestrichenen (c'), zwei- (c''), drei- (c'''), vier- (c''''), fünfgestrichene Octave (c^V) etc.; nach abwärts vom grossen C die Contra-Octave CI und die Subcontra-Octave CII. Die Symbole für diese Klänge (Noten), unter denen die Schwingungszahlen vermerkt sind, haben folgende Form:



*) 32 füssige Octave der Orgel.

**) 16 füssige (Contra-) Octave der Orgel.

Die Stärke eines Klanges (Intensität) wächst mit der Breite der Schwingung des tönenden Körpers (Schwingungsamplitute) und nimmt mit dieser ab.

Ausser Tonhöhe und Stärke unterscheidet man noch die Farbe des Klanges, welche abhängt von der Art und Weise, wie die Bewegung innerhalb jeder einzelnen Schwingungsperiode vor sich geht. Ein im Pochwerk sich bewegender Pochstempel, ein senkrecht zur Erde fallender und wieder aufsteigender Gummiball, ein in horizontaler Stellung an dem einen Ende festgeklemmtes, pendelartig hin- und herschwingendes Stahlband bieten Beispiele für verschiedene Bewegungsformen, welche sich graphisch darstellen lassen, wenn man einen Punkt der bewegten Masse mit einem Schreibstift versieht, welcher während seines Hin- und Herganges mit einer in gleichmässiger Geschwindigkeit vor dem Schreibstift vorübergeführten Papierfläche in Contact steht. Als Ausdruck dieser Bewegungsformen würden die Figuren 270, 271, 272 resultiren, welche den Bewegungsformen der Klänge einer gestrichenen Violinsaite, eines Echo zwischen steilen Thalwänden resp. eines Stimmgabelarmes ähnlich sind.

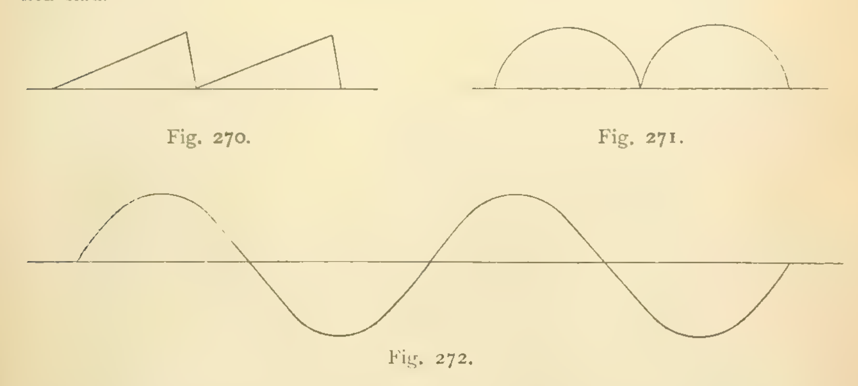


Fig. 270. Fig. 271.

Fig. 272.

Nach **Helmholtz** gilt nun der Satz, dass jede verschiedene Klangfarbe verschiedene Schwingungsform verlangt; es können jedoch verschiedene Schwingungsformen gleicher Klangfarbe entsprechen. Die Klangfarbe selbst entsteht durch die sogenannte Obertöne. Man hört nämlich im Klang bei angestrengter Aufmerksamkeit oder mit Hülfe von Resonatoren nicht nur den stark hervortretenden Ton, dessen in Notenschrift ausgedrücktes Symbol der Klangbezeichnnng entspricht (Grundton), sondern noch eine Reihe hoher erklingender schwächerer Töne, deren Schwingungszahlen alle in einfachen Verhältnissen zum Grundton stehen und Obertöne genannt werden. Die Reihe dieser Obertöne ist für alle Klänge mit musikalischem Character dieselbe und zwar entsprechen sie der Octave des Grundtones, der Quint des ersten Obertons, der zweiten Octave, ferner der grossen Terz und der Quint des dritten Obertons. Mit dem Grundton c erklingen z. B. gleichzeitig noch c', g', c'', e'', g'' etc. Töne, deren Schwingungszahlen sich verhalten wie 1 : 2 : 3 : 4 : 5 : 6 u. s. w. Sie werden harmonische Obertöne genannt. Unharmonische Obertöne, welche nicht diese einfachen Verhältnisse aufweisen, entstehen bei Schwingungen elastischer Scheiben etc. und sind fast in allen kreischenden, klirrenden Klängen, auch bei stark angeschlagenen Stimmgabeln im Anfang enthalten. Jeder Klang ist demnach zusammengesetzt aus Theiltönen (Partialtönen). Die Ordnungszahl jedes Partialtones giebt an, wie viel Mal grösser seine Schwingungszahl ist als die des Grundtons. Die verschiedene Stärke der Obertöne bedingt das, was wir Klangfarbe nennen.

Nur eine einzige Schwingungsform, die pendelartige, giebt zu Gehörsempfindungen

Veranlassung, welche frei von harmonischen Obertönen befunden werden, deren einzigen Bestandtheil der Grundton allein ausmacht. Für derartige Empfindungen verwendet Helmholtz die Bezeichnung »Ton« im Sinne der physiologischen Acustik, während man sonst Ton und Klang vielfach promiscue gebraucht findet.

Nicht periodische, eine Schallempfindung bedingende Schwingungen lassen sich gruppiren in continuirliche und abrupte. Erstere rufen die Empfindung eines Geräusches hervor (Rauschen, Brausen, Sausen, Pfauchen, Zischen, Prasseln, Rasseln, Knarren, Schnarren, Säge- und Reibegeräusch, Rollen, Kollern, Plätschern etc.), letztere die eines Schalles im engeren Sinne (Percussionsschall, Klatschen, Glucksen etc.) oder eines Knalles. Fortgesetzte abrupte aperiodische Schwingungen veranlassen die Gehörswahrnehmung des Polterns, Knatterns etc. Von allen, ein Geräusch etc. veranlassenden Körpern müssen wir annehmen, dass sie die Luft unregelmässig, stossweise erschüttern, während einer regelmässigen, in gleichmässiger Weise andauernden Bewegung der Luft ein musikalischer Klang zu Grunde liegt.

Luftwellen. Für die weitere Discussion halten wir uns an den einfachen Fall der Fortpflanzung der Bewegung einer schwingenden Stimmgabel bis zum Eingang des äusseren Ohres.

Zunächst haben wir zu berücksichtigen, dass durch jeden schwingenden Punkt einer Stimmgabel die jeweilig angrenzenden Lufttheilchen in ihrer Gleichgewichtslage gestört und unter Betheiligung des Rückstosses der Nachbartheile zu conformen, pendelartigen Schwingungen veranlasst werden, Bewegungen, welche sich bei jeder erneuten Schwingung wiederholen, bis mit der Ruhelage der Stimmgabel auch die nächstliegenden Lufttheilchen ihre ursprüngliche Gleichgewichtslage wieder erlangt haben. Diese engbegrenzte Pendelbewegung der angrenzenden Luftmolecüle überträgt sich in gleichem Sinne auf die umliegenden Theilchen, wodurch in der umgebenden Luft abwechselnde Verdichtungen und Verdünnungen, fortschreitende Wellen erzeugt werden, in denen die Lufttheilchen longitudinal, nämlich in der Richtung der Fortpflanzung des Schalles schwingen, während sich die Stimmgabelarme senkrecht zur Fortpflanzungsrichtung d. h. transversal bewegen. Denken wir uns eine Reihe ursprünglich ruhender Luftmoleküle in ihren aufeinanderfolgenden Bewegungsphasen in zeitlich gleichmässigen Intervallen auf dem Papier fixirt, so erhalten wir folgendes, ohne weiteres verständliche Bild:

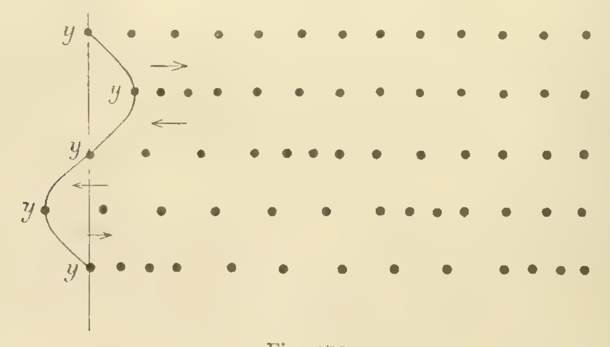


Fig. 273.

Jedes einzelnene Lufttheilchen oscillirt um seine Gleichgewichtslage ebenso wie der stehende Schwingungen ausführende Stimmgabelarm. Die graphische Darstellung der Bewegung eines einzelnen Gasmolecüls ist conform jener Curve, welche die schwingende Stimmgabel selbst giebt. Beide entsprechen einer Sinus-

curve, deren analytischer Ausdruck lautet: $y = a \sin 2\pi \frac{t}{T}$, worin y gleich dem Abstand des schwingenden Molekuls von der Gleichgewichtslage, a die Amplitude, $\pi = 180°$ T die Schwingungsdauer und t der beliebig zu wählende Moment ist, für welchen die Lage bestimmt werden soll. Da wir es jedoch mit einer Fortpflanzung im Raum zu thun haben, so können wir uns diese Verdichtungen und Verdunnungen als concentrische Kugelschalen vorstellen, welche die Schallquelle umgeben. Die schwingende Bewegung theilt sich immer grosseren und grosseren Kugelwellen mit, und nach der Zeit t sind alle Lufttheilchen auf einer Kugelschale in Bewegung, deren Radius gleich dem Product aus Fortpflanzungsgeschwindigkeit und Zeit ist. Die stehende Schwingung des elastischen Korpers erzeugt den Schall, fortgepflanzt wird derselbe durch fortschreitende Wellenbewegung des elastischen Mediums.

Die Wellenlange des Tones (der Abstand von einem Dichtigkeitsmaximum bis zum folgenden in der Luft resp. zweier Verdichtungskugelschalen der Luft) ist der Schwingungsdauer des Korpers proportional, dessen Schwingungen die Schallwellen erzeugen.

Die Fortpflanzungsgeschwindigkeit der schwingenden Bewegung (c) hängt nicht von der Schwingungsdauer, sondern nur von der Elasticität (e) und Dichtigkeit (d), sowie von der Richtung der Schwingungen, ob longitudinal oder transversal, ab, insofern, als in dem für die Fortpflanzungsgeschwindigkeit geltenden Ausdruck $c = \sqrt{a \frac{e}{d}}$, für longitudinale Bewegung a = 1, im letzteren Falle $a < 1$ ist. Für Luft beträgt c = 340,88 Mt. p. Sec., fur Wasser 1435 Mt. p. Sec., für Knochen 2000, für Stahl ca. 5000 Mt. p. Sec. Mit Hülfe der Schwingungszahl (n) findet man die Wellenlänge (λ) durch die Gleichung $\lambda = \frac{c}{n}$. Die Dauer einer ganzen Schwingung ergiebt sich aus $T = \frac{\lambda}{c}$.

Nach Erörterung der Beziehungen zwischen Entstehung und Fortpflanzung der Luftwellen erwächst uns nun die Aufgabe, den Effect der in die Ohrmuschel gelangenden Wellen weiter zu verfolgen, um uns auf diesem Wege etwas eingehendere Kenntnisse von den physiologischen Functionen der einzelnen Abtheilungen des Gehörorganes zu verschaffen.

Aeusseres Ohr. Die Form der menschlichen Ohrmuschel bietet für das Auffangen und die Reflexion der Schallwellen nach dem Trommelfell hin weniger günstige Bedingungen als das gleiche Organ der meisten Hausthiere. Nichtsdestoweniger kann man sich durch einen einfachen Selbstversuch von der Wirkung der Ohrmuschel überzeugen, indem man die Krümmung beider Muscheln durch Vermittelung von Holzstabchen, welche die Muschelränder nach vorn drücken, verändert und in gleichmässigem Tonfall einige Worte spricht. Eine gleichzeitige Vergrösserung durch die an die Ohrmuschel gelegten Handflächen lässt die eigne Stimme fast dröhnend im Ohr wiederklingen. Blendet man die Schallwellen durch die in Richtung der Frontalebene vor dem Gehöreingang angelegten gestreckten Handflächen ab, so scheinen die selbst gesprochenen Worte gedämpft von hinten her zu kommen. Abgesehen von der flachen Wölbung der Muschel, macht sich auch ihre mangelnde Beweglichkeit unvortheilhaft geltend. Will man genauer

nach einer Schallquelle hinhören, so ist man zu Kopfwendungen gezwungen, welche bei den Augen mit Rücksicht auf das Sehen in demselben Grade nothwendig sein würden, wenn diese starr in die Orbita eingepflanzt wären.

Sämmtliche Hausthiere sind mit grossen, steifwandige Hörtrichter darstellenden Ohrmuscheln ausgerustet, mit Ausnahme einiger Hunde- und Schweinerassen, deren Muschelknorpel so dünn ist, dass ein Theil des äusseren Ohres über die Muschelspalte herabhängt. Am glattwandigsten erscheint das Innere beim Pferd. Ein Querschnitt durch das mit der Spalte nach aussen gestellte Ohr lehrt uns, dass die Einrichtung des Pferdeohres vermöge der parabolisch gekrümmten reflectirenden Wände an das best construirte Höhrohr heranreicht, seiner automatisch-reflectorischen Verstellbarkeit wegen ein solches aber übertrifft. In der beigegebenen Skizze beziehen sich die an den unterbrochenen Linien vermerkten Zahlen auf die Dimensionen (*cm*) in den durch die betreffenden Linien angegebenen Richtungen. (Fig. 274.)

Ohrbewegungen. Der Hauptknorpel, die eigentliche Concha bildend*), ist durch lockeres Bindegewebe auf dem Meatus auditorius osseus und der mit diesem in strafferem Connex stehenden Cartilago annularis befestigt und fast um volle 180° drehbar, so dass die Oberspalte sowohl durch die Muskelwirkung der Attrahentes (Adductores Gurlt) nach vorn als auch nach der äusseren Seite (Retrahentes, Abductures Gurlt) und hinten (Rotatores) eingestellt werden kann. Bei diesen Bewegungen rotirt die mediale Convexität der Concha**), »das Gesäss« (K. Günther) auf einem selbst bei den magersten Individuen vorhandenen Fettpolster, indem sie halbkreisförmige Gleitbewegungen um die Längsaxe des Gehörganges ausführt. Gestützt auf diese elastische Unterlage vermag die Concha auch Bewegungen um die sagittale Drehaxe durch Vermittelung des M. detrahens (Depressor auris) und der Attollentes (Levatores, G.) auszuführen, ebenso um die transversale, wie dies z. B. beim Anlegen der Ohren an den Kopf der Fall ist. Diese Bewegung ist das Resultat der gleichzeitigen Wirkung des M. detrahens und des hintersten Hebers (Levator auris longus G.), welcher dem M. retrahens des Menschen entspricht. Ausserdem verengt sich hierbei die Muschelspalte durch den Muskelzug in diametraler Richtung. Verbreiternd auf die Muschelspalte wirken der M. tragicus und M. helicis major. Bei Contraction dieser Muskeln verschiebt sich der vordere Rand unter dem hinteren derart, dass die dütenförmige Einrollung der Concha am unteren Ende verstärkt wird. Die Folge lässt sich an jedem dütenförmig gefalteten Papier demonstriren. Der M. transversus auris flacht bei seiner Contraction die convexe Muschelfläche ab und unterstützt dadurch die

*) Die Cartilago scutiformis ist lediglich als Sesamknorpel aufzufassen, dessen Flächen kleineren an die Concha tretenden Muskeln zur Insertion dienen.

**) Als Normalstellung der Concha wird man, um Vergleiche mit dem menschlichen Ohr zu ermöglichen, jene anzunehmen haben, bei welcher die Muschelöffnung nach aussen gekehrt ist.

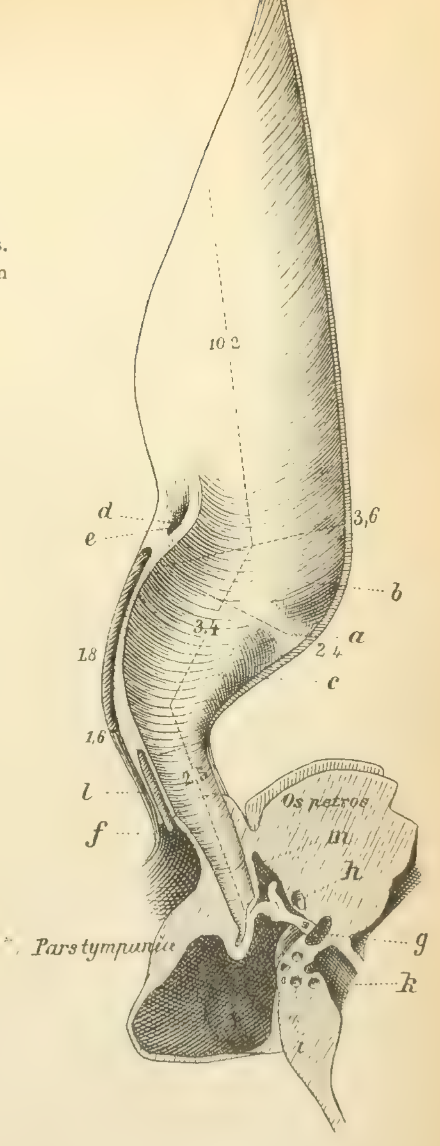


Fig. 274. Rechtes Ohr des Pferdes. Transversalschnitt (hintere Hälfte, von vorn gesehen).

- *a* Quere Knorpelfirste
- *b* Cimba
- *c* Fossa innominata
- *d* Anthelix
- *e* Scapha
- *f* Pigmentloser Theil der Hautauskleidung
- *g* Vestibulum
- *h* Canalis Fallopiae
- *i* Cochlea
- *k* Meat. audit. int.
- *l* Cartilago annularis
- *m* Coenaculum, Dachraum

Verbreiterung der Ohröffnung. Phylogenetisch sind die Ohrmuskeln von Ruge auf das Platysma zurückgeführt worden; nach G. Kilian mussen sie aber von der Hyoidmusculatur hergeleitet werden. Die betreffenden Muskeln halfen früher kauen, ursprünglich athmen.

*) Lies: Pars »tympanica« statt Pars tympania.

Die motorischen Nerven stammen zum Theil vom N. cervicalis I (M. Levator auris longus, M. auricularis communis) hauptsächlich vom Facialis (alle übrigen Muskeln). Das acustische Reflexcentrum für die Ohrbewegungen ist in die obere Olive zu verlegen, mit welcher nach B. Baginsky Acusticus und Facialis in Verbindung stehen. Die Striae acusticae sind Nervenfaserzüge, welche die gleichseitige Olive mit dem gleichseitigen Acusticus verbinden. Bemerkenswerther Weise ist die obere Olive bei Thieren verhaltnissmässig viel stärker entwickelt als beim Menschen. Für tactile Reflexe von der Innenfläche des äusseren Ohres haben wir jene Theile des Vaguskernes anzusehen, mit denen der N. auric. vagi in Verbindung steht. Den aufsteigenden Theil des Reflexbogens, welcher die Erregungen vermittelt, die bei Beruhrungen der ausseren Ohrfläche ausgelöst werden, bilden die in der Haut sich verzweigenden Aeste des N. auricularis magnus vom Cervic. I.

Die Ohrbewegungen der Thiere verdienen auch noch in anderer Hinsicht Beachtung. Starke psychische Erregungen, welche sich in meist sehr leserlichen Zügen beim Menschen in dem mimischen Ausdruck des Gesichtes wiederspiegeln, finden bei Thieren nicht minder verständliche Interpretation durch das Ohrenspiel, vielfach durch dieses allein. Ein Pferd, welches bei der Annäherung einer fremden Person trotz vorherigen Zurufs die Ohren an den Kopf legt, ist auf jeden Fall vorsichtig zu behandeln, wenn man sich nicht einem unvermutheten Schlage oder einem Biss aussetzen will. Gleiche Wichtigkeit für Beurtheilung pathologischer Zustände haben die vom Ohr auslösbaren Reflexe. Die Intelligenz eines Thieres, welches — ohne eine Miene zu verziehen, d. h. ohne mit einer Reflexbewegung des Ohres resp. des Kopfes zu antworten — einen Finger im Ohre duldet, ist jedenfalls nicht weit her; andererseits deuten hochgradig gesteigerte Reflexe ohne pathologische Veränderung im Ohr selbst auf Erregungszustände der Medulla resp. im Hirn.

Ausserdem gewährt die Ohrmuschel, besonders die Behaarung auf der Innenfläche Schutz gegen das Eindringen von Staub und Insecten; das Secret der Ohrenschmalzdrüsen dient dem gleichen Zweck und hält gleichzeitig das Trommelfell geschmeidig. G. Schwalbe vergleicht die Drusen mit den Meibom'schen an den Augenlidern. Ein sehr dichtes Lager derselben bildet bei den Gallinacei die Graff'sche Schwellfalte, von deren Oberfläche sich durch Pressen ein weisser milchiger Saft erhalten lässt. Die Schwerhörigkeit des Auerhahns beim Balzen wird auf den Verschluss des Meatus audit. ext. durch die Volumzunahme der Schwellfalte zurückgeführt.

Am Ende des äusseren Gehörganges treffen die Schallwellen auf das Trommelfell, dessen Ebene zur Längsaxe schräg gestellt ist. Die Längsaxen der verlängerten Meat. audit. ossei, deren Richtung für das gleichzeitige Horen mit beiden Ohren nicht ohne Bedeutung ist, convergiren nach hinten und treffen sich beim Pferd an der Verbindungsstelle des Keilbeinkörpers mit dem Occiput und zwar unter einem Winkel von

110°. Das Trommelfell sieht bei horizontaler Kopfhaltung mit seiner Fläche nach unten, aussen und vorn. Die Ebene des Annulus tympanicus schneidet sich mit der Transversalebene unter einem Winkel von 45°, mit der Axe des Gehörganges bildet die Paukenringebene einen nach oben spitzen, nach unten stumpfen Winkel von 30 resp. 150° (cf Fig. 276).

Das äussere Ohr entwickelt sich aus den wulstigen, dem ersten und zweiten Schlundbogen angehörigen Rändern, welche die erste Schlundspalte umgeben. His unterscheidet an dem Ohrwulst 6 Auricularhöcker. Bei Reptilien sind 4 davon veranlagt, verschwinden bei diesen aber wieder im Laufe der weiteren Entwickelung (G. Schwalbe).

Mittelohr. Trommelfell. Für gewöhnlich erregen Luftwellen, die einen festen Körper erreichen, in diesem Bewegungen gleicher Art, es würden also auch im Trommelfell Longitudinalschwingungen durch abwechselnde Verdichtung und Verdünnung entstehen, wenn die Dicke desselben eine beträchtlichere wäre. Da aber die Dimension der Membrana tympani in der Richtung der Schwingungen sehr klein ist im Vergleich zur Wellenlänge*), so können sich merkliche Phasendifferenzen, wie in allen dünnen Membranen unter denselben Bedingungen nicht entwickeln, es muss vielmehr die Membran conform den wechselnden Phasen der Luftwellen in toto hin- und herschwingen. Die fortschreitenden longitudinalen Luftwellen setzen sich am Ende des Gehörganges in stehende Transversalschwingungen der dünnen, in eigenthümlicher Weise gespannten Paukenfellmembran um. Die Bewegungsenergie der unter spitzem Winkel anprallenden Luftwellen braucht nur eine ganz geringe zu sein, um Paukenfellschwingungen hervorzurufen, eine geringere, als zur Erzeugung von longitudinalen Wellen durch Verdichtung und Verdünnung, z. B. im Knochen nothwendig ist. Eine angeschlagene, auf die Zähne gesetzte Stimmgabel, deren Ton von dort aus soeben verklungen ist, wird, dicht vor das Ohr gehalten, einige Secunden hindurch von Neuem gehört.

Die eben angedeuteten Schwingungen einer Membran können unter Umständen durch Summirung der Stösse zu selbstständigen Eigenschwingungen führen, nämlich dann, wenn die mittlere Amplitude der Membran multiplicirt mit ihrer Masse grösser würde als die Amplitude der vor dem Trommelfell schwingenden Luftmolekel, multiplicirt mit deren Masse. Dieses für objective Wahrnehmungen äusserst störende Selbsttönen ist aber beim Menschen nicht vorhanden, verhindert durch Einrichtungen, welche sich in gleicher Weise am Trommelfell der Thiere vorfinden.

*) Halten wir uns an den Normalstimmgabelton $a' = 440$ (Scheibler), so ergiebt sich folgende entsprechende Wellenlänge: $\lambda = \frac{c}{n} = \frac{340{,}88}{440} = 0{,}79$ *m*. Die Dicke der normalen Membr. tymp. des Pferdes beträgt 0,221 *mm*., beim Menschen hat man 0,1 *mm* gemessen.

Zunächst ist zu constatiren, dass die Ebene des Paukenfells nicht mit der des Paukenfellringes zusammenfällt. Letzterer stellt beim Pferd einen elliptischen, am oberen Pol offenen Ring dar, von der Form, wie ihn Fig. 275 zeigt.

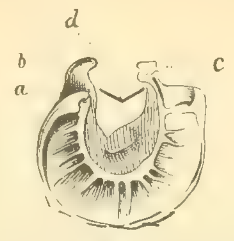


Fig. 275. Annulus tympanicus der rechten Seite von innen gesehen. *a* Sulcus malleolaris, *b* Spina tympanica anterior s. major, *c* Spina tympanica, *d* Grenzlinien für die Membr. flaccida Shrapnelli.

Ein Querschnitt durch das Trommelfell des Pferdes zeigt den in Fig. 276 wiedergegebenen Verlauf und gleichzeitig die Lagebeziehungen der Gehörknöchelchen zu einander.

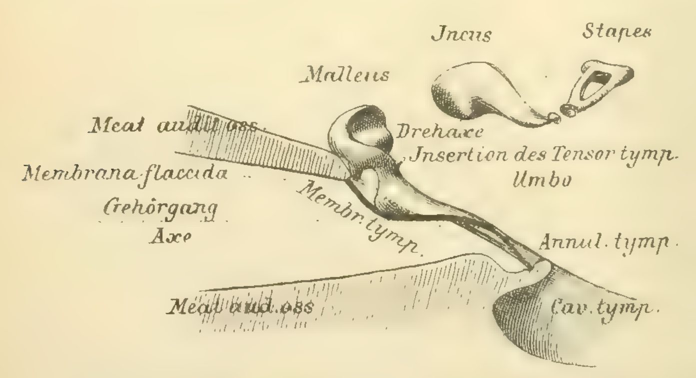


Fig. 276. Linkes Ohr des Pferdes. Transversalschnitt. (Vordere Hälfte von hinten gesehen.)

Von Aussen nach Innen folgen nachstehende Schichten aufeinander: a) Epidermis, Corium, b) Lamelle der radialen, Lamelle der circulären Fasern, c) Schleimhaut und Pflasterepithel. Die Form des Trommelfelles im Horizontalschnitt durch den Nabel giebt die Schnittfläche einer Curve, welche ergänzt nebenstehende Form zeigt: ∞ Sie entspricht dem Durchschnitt einer Fläche vierten Grades (Helmholtz). Bei den nur mit einer Columella ausgerüsteten Thieren findet sich nur eine von der medialen Seite des Paukenfells bewirkte flache, trichterförmige Verstülpung, deren Convexität somit nach aussen nicht wie bei Säugern nach innen gerichtet ist.

Bei den Wiederkäuern und den Carnivoren ist die Ellipsenform weniger characteristisch ausgesprochen als beim Pferd, beim Schwein er-

scheint die Krümmung fast kreisrund. Die Fläche der Membrana tympani der Säuger lässt sich an einer in elliptischem Ringe eingespannten Gummimembran einigermaasen anschaulich machen, wenn man im untern Viertel des Langsdurchmessers von der lateralen Fläche aus im oberen Viertel von der medialen Seite mit je einem Finger einen Druck ausübt. Die mittlere Strecke des langen Durchmessers entspricht der Insertionslinie des Hammerhandgriffes (Manubrium mallei), die laterale Impression dem Nabel (Umbo), des Trommelfelles. Hebt man den beiderseitigen Fingerdruck an der Gummimembran auf, so stellt sich sofort wieder eine glatte Fläche her. Anders bei der Membrana tympani. Löst man dieselbe aus derselben den anhaftenden Hammer heraus, so behält sie ihre ursprüngliche Form bei. Eine nennenswerthe Spannung kann also in der Ruhelage nicht, sondern nur insoweit vorhanden sein, als eine solche durch die Elasticität der Ringfasern bedingt wird. Den Radiärfasern geht die Elasticität ab. Erstere retrahiren sich nach dem Durchschneiden, letztere nicht.

Die trichterförmige Einziehung hat aber noch eine besondere Eigenthümlichkeit. Die vom Nabel nach dem Rande dieses Trichters gezogenen Meridianlinien sind nicht grade gestreckt, sondern nach aussen schwach convex. Verminderter Luftdruck im Gehörgang erhöht diese Convexität, vermehrter Druck vermindert sie. In einem unausdehnsamen Faden, der die Form eines sehr flachen Bogens hat, entsteht durch eine schwache, senkrecht gegen seine Wölbung wirkende Kraft eine beträchtliche Spannung. Es ist bekannt, dass man eine erhebliche Kraft anwenden muss, um einen langen dünnen Strick horizontal auch nur erträglich gradlinig auszuspannen, eine Kraft, welche ausserordentlich viel grösser ist als die Schwere des Fadens, welche diesen nach abwärts zieht. Am Trommelfell verhindert nicht die Schwere die Streckung der Radialfasern, sondern hauptsächlich der elastische Zug der Ringfasern. Durch den wechselnden Luftdruck während der Schallschwingungen wird dieser Zug der Circularfasern bald verstärkt, bald geschwächt, was auf die Insertion der Radialfasern am Manubrium so wirkt, als könnten wir die Schwere des horizontal gespannten Fadens abwechselnd verstärken oder vermindern, wodurch eine proportionale Verstärkung und Schwächung des Zuges, den der Faden auf die haltende Hand ausübt, hervorgebracht würde. Bei einem solchen horizontal ausgespannten Faden ist ferner zu bemerken, dass ein minimales Nachgeben der Hand schon eine beträchtliche Senkung der Mitte des Fadens nach sich zieht. Das Nachgeben der Hand geschieht nämlich in Richtung der Sehne des Bogens, und die geometrische Betrachtung lehrt, dass die Sehnen von Bögen gleicher Länge und verschiedener, aber immer sehr geringer Wölbung unter einander und von der Länge des Bogens selbst ausserordentlich wenig*) abweichen. Dies gilt nun eben-

*) Sie weichen ab um einen Betrag, der dem Quadrat der Tiefe der Wolbung proportional ist. Nennt man die Lange des Bogens l und die Entfernung seiner Mitte von der Sehne s, so ist die Sehne kürzer als der Bogen um die Grosse $\frac{8}{3}\frac{s^2}{l}$.

so vom Trommelfell. Der Stiel des Hammers erfährt trotz beträchtlicher Veränderung in der Wölbung des Trommelfells eine nur sehr geringe Dislocation. Bei den Schallschwingungen folgen die Theile des Trommelfells, welche mitten zwischen dem inneren Ansatz der Membran am Hammer und dem äusseren Ansatz am Paukenring liegen, ausgiebig den Oscillationen der Luft und übertragen ihre Bewegung mit sehr verminderter Amplitude, aber erheblichem Kraftgewinn auf den Hammerstiel (Helmholtz).

In acustischer Beziehung vermindert sich durch die trichterförmige Einstülpung der Eigenton, wie an feinen Metallmembranen (Goldschlägerhäutchen) nachgewiesen ist (Gruber), um ca. 2 Octaven. Je niedriger der Eigenton einer Membran, eine desto geringere Dämpfung genügt, um störende Eigenschwingungen zu vermeiden. Beim Trommelfell bewirkt das mit demselben verbundene Manubrium mallei eine hinreichende Dämpfung. Die Bewegung einer gedämpften Membran folgt den einzelnen Luftstössen ebenso aperiodisch, wie eine durch Magnetismus gedämpfte Boussolenadel den electrischen Stromstössen.

Man kann also sagen, die Bewegung des Trommelfells geschieht conform den einzelnen Phasen der longitudinalen Luftwellen. Stärkere Excursionen geben allerdings zur Entstehung von Combinationstönen und Partialtönen Veranlassung, welche in der ankommenden Luftwelle fehlen und lediglich durch den Leitungsapparat im Labyrinth vermittelt werden. Vielleicht spielt hierbei die Faltenbildung eine Rolle, welche auftritt, wenn das Trommelfell die Ruhelage nach aussen merklich überschreitet. Bis zu gewissem Grade beugt diesem Umstand der Tensor tympani vor (cf. S. 924).

Gehörknöchelchen. Die Ossicula auditus stehen untereinander in gelenkiger Verbindung. Um an einige, für das Verständniss der Wirkungsweise nothwendige anatomische Einzelheiten zu erinnern, sind die Figuren 277, 278, 279 beigegeben, welche die Ossicula des Pferdes in Loupenvergrösserung darstellen. Die Kapsel, welche die Hammer- und Amboskköpfe verbindet, ist schwach, es sind aber kurze dicke Seitenbänder vorhanden. Die sattelförmig vertiefte, mit einem Sperrzahn versehene Gelenkfläche des Hammers umgreift die Knochenfirste des Ambos. Der Sperrzahn des Hammers ruht in einer entsprechenden Vertiefung des Incus und presst sich in die letztere bei einer Bewegung des Manubrium in medialer Richtung ein, wodurch der lange Ambosschenkel zu gleichlaufender Bewegung gezwungen wird. Dieselbe überträgt sich auf den Stapes, dessen Fussplatte in das Labyrinth dadurch hineingedrückt wird. Eine retrograde Bewegung des Manubrium in lateraler Richtung kann bis zu 5° erfolgen, ohne dass der Ambos folgt, wodurch der Gefahr vorgebeugt wird, den Steigbügel durch den Proc. long. Incudis aus der Fenestra ovalis herauszureissen. Für das Einstellen des Ambos in die Gleichgewichtslage sorgt die Elasticität des Ligamentum annulare Stapedis in der Fenestra ovalis. Die Drehachse des Gelenks liegt in einer Linie, welche vom Proc. Folii des

Hammers nach dem durch das Spitzenband festgelegten Proc. brevis Incudis gezogen wird. Letzterer ruht überdies auf einem kleinen Knochenvorsprung des Cavum tympani. An dem Schnittpunkt der Axe mit dem Hammerhals (Fig. 276) inserirt sich das Axenband, dessen vordere Abtheilung an der Spina tympanica anterior (cf. Fig. 275 *b*) angeheftet ist. Diese Abtheilung fällt in die Drehaxe, die äussere und hintere dagegen nicht.

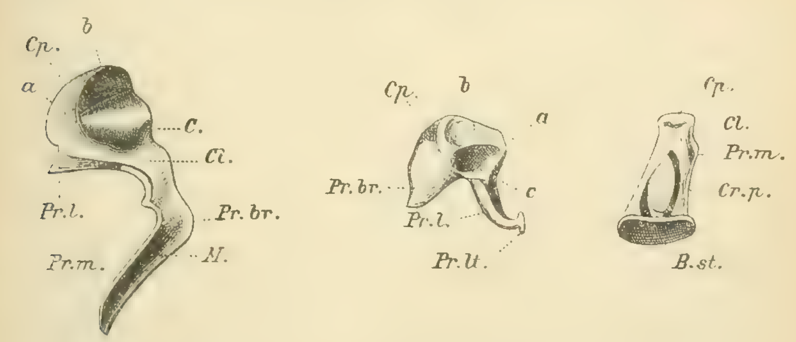


Fig. 277. Rechter Hammer, von hinten gesehen.
a b c correspondirende Punkte mit Fig. 278.
C Sperrzahn, *M* Manubrium, *Pr. l.* Processus longus s. Folii, *Pr. br.* Processus brevis s. obtusus, *Pr. m.* Muskelfortsatz für den Tensor tympani, *Cl.* Collum, *Cp.* Caput mallei.

Fig. 278. Rechter Ambos, von vorn gesehen.
a b c correspondirende Punkte mit Fig 277.
Pr. br. Processus brevis, *Pr. l.* Processus longus, *Pr. lt.* Proceus lenticularis, *Cp.* Caput incudis.

Fig. 279. Rechter Steigbügel, von oben gesehen.
Cp. Caput, *Cl.* Collum, *Pr. m.* Processus muscularis zur Insertion des M. stapedius, *Cr. a.* Crus anterius, *Cr. p.* Crus poster., *B. st.* Basis stapedis.

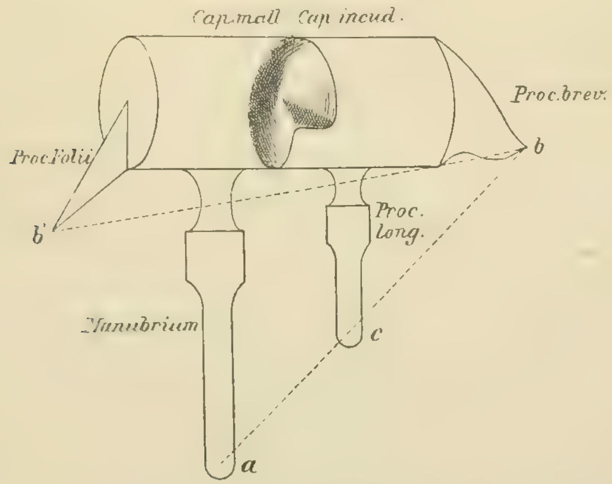


Fig. 280. Schema der Hebelwirkung von Hammer und Ambos.
b b' Drehaxe, *a b* Hebelarm der Kraft, *b c* Hebelarm der Last.

Gegenuber einer einfachen Columella hat eine derartige Combination den Vorzug, die in medialer Richtung erfolgenden Luftstösse nicht mit derselben, sondern mit erhöhter Energie dem Labyrinthwasser zu übermitteln. (Fig. 280). Das ganze System stellt einen einarmigen Druckhebel dar, dessen Hypomochlion auf dem kurzen Ambosschenkel liegt (Fig. 280*b*), während die Distanz zwischen Insertion des Proc. brev. Incudis und Spitze des Manubrium mallei *ab* gleichbedeutend mit dem Hebelarm der Kraft ist; jene zwischen Hypomochlion und Ambos-Steigbugelgelenk *bc* entspricht dem Hebelarm der Last. Die Gesammtlange des Hebels *ab* beträgt beim Menschen 9,5 *mm*, beim Pferde 12,25 *mm*. Die Dimension von *bc* beziffert sich beim Menschen auf 6,3, beim Pferde auf 4,5 *mm*. Die Grosse des Druckes, welchen der lange Ambosfortsatz auf den Steigbügelkopf ausübt, ist im ersteren Falle $\frac{9,5}{6,3} = 1,5$ mal, im letzteren $\frac{12,25}{4,5} = 2,7$ mal so gross als die Kraft, welche gegen die Spitze des Hammerstieles wirkt.

Vergleichen wir die Flachen, welche bei der Kraftübertragung in Betracht kommen. Eine elliptische Flache lässt sich durch eine einfache Integration berechnen. Die Gleichung der Ellipse ist $\frac{x^2}{a^2} + \frac{y^2}{b^2} = 1$ (a und b sind die beiden Halbmesser, x und y die Coordinaten). Nach y aufgelöst, ergiebt die Beziehung $y = \frac{b}{a}\sqrt{a^2 - x^2}$. Setzt man in das allgemeine Integral, welches zur Flachenberechnung dient, $J = \int_{-x}^{x} y\,dx$ die Gleichung der Ellipse ein, integrirt zwischen den Grenzen — a und x, substituirt dann x durch a und y durch o, so erhält man $J = \frac{a\,b\,\pi}{2} = \frac{1}{2}$ E. Die Fläche der ganzen Ellipse ist demnach $E = ab\pi$. Für das Trommelfell des Pferdes beträgt der grosse Durchmesser $= 2a = 9$ *mm*, der kleine $= 2b = 8$ *mm*. Daher $E = 4,5 \times 4 \times 3,14 = 56,5$ *mm*². Die Steigbügelfussplatte hat ungefahr die Form einer Cardioide. Ergänzen wir dieselbe zur Ellipse, wodurch annähernd die Fläche der Fenestra ovalis erreicht wird, so finden wir durch Messung $2a = 3$ *mm*, $2b = 2$ *mm*. Den Flächeninhalt demnach zu $1,5 \times 1 \times 3,14 = 4,7$ *mm*². Das Verhältniss beider Flächen zu einander stellt sich somit auf $\frac{56,5}{4,7} = 12$, d. h. das Trommelfell des Pferdes ist ca 12 mal grösser als die Ausfüllung der Fenestra ovalis. Je grösser die zur Aufnahme der Luftstosse bestimmte Flache, desto grösser die Kraft, mit welcher die Uebermittelung der Schwingungen auf den elastischen Labyrinthverschluss sich vollzieht. Da ausserdem durch den Hebelapparat eine weitere Kraftverstärkung eintritt, so erhält die Labyrinthflussigkeit die Stösse mit einer um mindestens $12 \times 2,7 = 32,5$ fach verstärkten Energie.

Beim erwachsenen Menschen soll die Trommelfelloberfläche ca. 50 *mm*² messen

(J. Munk), die Steigbügelfussplatte (planimetrisch bestimmt) 2, 65 *mm*², der Umfang der Fenestra ov. 3,8 *mm*² (V. Hensen). Der Kraftgewinn aus dem Grössenunterschied beider Flächen beläuft sich auf $\frac{50}{3,8} = 13,2$, jener aus dem Hebelwerk 1,5, die Zunahme der Gesammtintensität der Energie im Minimum auf $13,1 \times 1,5 = 19,7$.

Noch ein Umstand bleibt zu berücksichtigen, nämlich die Verminderung der Schwingungsamplitude durch die Gehörknöchelchenkette. Jeder Punkt eines einarmigen bewegten Hebels beschreibt eine um so kleinere Excursion, je näher derselbe am Unterstützungspunkt liegt. Die Wegeslängen sind die reciproken Werthe des Kraftgewinnes. Die Stempelbewegung der Steigbügelfussplatte entspricht daher beim Menschen $^{10}/_{15}$, beim Pferd $^{10}/_{27}$ oder $^{2}/_{3}$ resp. ca. $^{1}/_{3}$ derjenigen Excursionsweite, welche dem Trommelfell am Umbo zukommt. Das Verschiebungsmaximum der Platte bestimmte Helmholtz durch eine in einen Halbcirkelkanal eingekittete, mit Wasser gefüllte Röhre. Die gefundenen Werthe schwankten zwischen 0,056—0,071 *mm*.

Botey extrahirte bei Tauben beide Columellae ohne Reaction. Bald nach der Operation hörten die Thiere noch auf geringe Distanz. Die Membrana ovalis (und auch die eventuell zerstörte rotunda) regenerirt sich, gleichviel ob Labyrinthflüssigkeit ausgeflossen ist oder nicht, es bleibt aber dauernd vermindertes Gehör zurück. Thiere mit normalem Labyrinth besitzen nach Entfernung des ganzen Schallleitungsapparates ein relativ besseres Hörvermögen als unoperirte mit ankylotischem Stapes.

Die mechanische Aufgabe des Trommelhöhlenapparates besteht Alles in Allem in der Verwandlung einer das Trommelfell treffenden Bewegung von grosser Amplitude und geringer Kraft in eine solche von geringer Amplitude und grösserer Kraft, eine Veränderung in der Bewegung, welche mit Rücksicht auf die bewegte incompressible Labyrinthflüssigkeit nur von Vortheil sein kann.

Accommodation des schallenden Apparates. Dieser Mechanismus erfährt unter gewissen Bedingungen einige Modificationen insofern, als zu starke Schwingungen durch besondere Vorrichtungen auf reflectorischem Wege eine Dämpfung erfahren. Die Accommodation an die Stärke des Schalles wird bewirkt durch Muskelzug.

Der M. Tensor tympani besitzt im Cavum tympani eine eigene ziemlich tiefe Rinne zu seiner Insertion, welche an dem vorderen inneren Winkel liegt, der gebildet wird durch das Zusammenstossen der medialen Wand der Paukenhöhle mit der Decke. Der kräftige Muskel füllt diese Vertiefung vollständig aus und inserirt sich mit schlanker, durch das Rostrum cochleare rechtwinklig abgelenkter Sehne am Proc. muscul. mallei, dicht unter der Drehaxe des Hammers. Bei Contraction des Muskels muss das Manubrium incl. Trommelfell nach innen gezogen und letzteres gespannt werden. Nach Aufhören der Contraction tritt die Membr. tymp. wieder in ihre Gleichgewichtslage zurück. Der Muskel ist bei den Wiederkäuern am stärksten entwickelt. Die feinen, für den Muskel bestimmten Nerven stammen, wie Politzer nachwies, vom Nervus pterygoideus, welcher einen rückläufigen Zweig durch das Ganglion oticum an den Muskel abgiebt.

Der natürliche Muskeltonus verhindert ein Schlottrigwerden des gesammten Trommelfellbandapparates. Um die Wirkung der Contraction zu studiren, öffnete Hensen an curarisirten Hunden und Katzen die Paukenhöhle von unten und führte in die Sehneninsertion einen feinen Stahldraht ein, dessen freies Ende jede Bewegung in vergrössertem Maasse wiedergab. Bei den Versuchen entstand bei jedem Geräusch, jedem Toneinsatz ein Ausschlag der Nadel, aber kein Tetanus. Tiefe Töne von weniger als 200 Schwingungen gaben Bewegungen der Nadel, hohe Pfeifen von 3000 und mehr Schwingungen erregten kräftige Contractionen selbst dann, wenn die Instrumente ausserhalb des Versuchsraumes und in mehr als 10 *m* Entfernung geblasen wurden. Die Reactionszeit betrug im Mittel 0,092 - 0,075 Sekunden. Die Zuckungen des Tensor erfolgten noch, nachdem dessen Sehne abgeschnitten worden war. Der Reflex kann also nicht mit einem Sehnenreflex in Parallele gebracht werden. Polleck wiederholte diese Versuche mit demselben Resultat und fand ausserdem ein Ausbleiben des Reflexes nach Zerstörung der Cochlea. Es muss also die Schallwelle erst den Acusticus in der Cochlea treffen und die Erregung zum Hirn geleitet werden, worauf von dort aus die Regulation der Dämpfung reflectorisch erfolgt. Es handelt sich demnach um einen durch die Hirnrinde vermittelten Reflex. Ein Tetanus des Muskels kommt zeitweilig dann und zwar als Mitbewegung zu Stande wie dies subjective Wahrnehmungen lehren, wenn starke tonische Contraction der Kaumuskulatur oder Gähnen eintritt. Man hört alsdann einen tiefen, summenden, mit dem Contra-C (33 Schwingungen) übereinstimmenden Ton von gleicher Höhe mit dem durch ein Stethoskop bei Contraction des Biceps brachii hörbar zu machenden Muskelgeräusch. Bei einiger Uebung gelingt die willkürliche Contraction des Tensor auch bei geschlossener Mundhöhle. Mittelst Ohrenspiegels oder eines eingeführten Manometers lassen sich Bewegungen am Trommelfell constatiren. Bei dieser Thätigkeit des Tensor werden die tiefsten Töne bis zu ca. 70 Schwingungen schwächer gehört oder ganz ausgelöscht; hohe Töne (1000—2000 Schwingungen) erscheinen trotz der begleitenden Muskelgeräusche verstärkt. Auf diese Weise ist also eine Art Accomodation an höhere Tonlagen möglich, über deren Ausdehnung bei reflectorischer Erregung durch Tonschwingungen jedoch nichts Sicheres bekannt ist. Ausserdem vermindert die durch den Tensor bedingte Spannung des Trommelfells, wie schon erwähnt, die Intensität der Schwingungen, wirkt also in noch höherem Grade dämpfend, als es bei der Gleichgewichtslage des Membr. tymp. durch das Manubrium allein der Fall ist.

Der M. stapedius ist nur zum kleinsten Theil nach Entfernung der äusseren Wand der Paukenhöhle sichtbar. Beim Menschen entspringt er im Grunde eines hohlen, an seiner Spitze durchbohrten Knochenkegels (Eminentia stapedii) von der hinteren Wand der Paukenhöhle in der Nähe des Foramen ovale. Durch die Oeffnung der Eminentia tritt die Sehne des Muskels unter fast rechtem Winkel zu

dem Köpfchen des Steigbügels, um sich dicht unter dem Rande der Gelenkfläche desselben zu befestigen. Beim Pferde liegt der Muskel in einem mit der Paukenhöhle communicirenden Abschnitt des Canalis Fallopiae, und zwar direct auf der Scheide des N. facialis, von welchem er einen bis zur Einsenkung in den Muskel gemeinschaftlich mit der Chorda tympani verlaufendes Aestchen, den N. stapedius, erhält. Die Knochendecke der Pars tympanica, welche den Can. Fall. in seinem hinteren Abschnitte von unten her bilden hilft, verdeckt auch den Muskel zum grossen Theile, nur die vordere, in die Sehne auslaufende Spitze des Muskels liegt frei. Die Muskelfasern verlaufen in derselben Ebene wie die Schenkel des Steigbügels. In der Sehne findet sich an der Stelle, wo sie den Rand der von unten anschliessenden Knochenplatte passirt, ein winziges Sesambeinchen. Beiläufig bemerkt geht die Platte in die Knochenleiste des Promontoriums über, welche Foramen ovale und rotundum trennt. Auch beim Menschen tritt die Firste in Verbindung mit der Eminentia.

Nach Franck soll der Muskel den Steigbügel in das Foramen ovale hineinpressen. Dies erscheint jedoch nicht gut möglich. Sollte die Fussplatte in das Vestibulum hineingedrückt werden, so müsste der Muskelzug parallel den Steigbügelschenkeln wirken. Die Sehne verläuft aber fast genau parallel mit der langen Axe der Steigbügelfussplatte. Die einzige Bewegungsmöglichkeit des Steigbügels durch den M. stapedius besteht in einer Drehung der Fussplatte um den kleinen Durchmesser, wobei das vordere Ende aus der Fenestra ovalis herausgezogen, das hintere hineingedruckt würde, eine Verschiebung, wie solche sich durch einige Linienzüge andeuten lässt:



Der Steigbügel erhält durch diese Lageverschiebung eine grössere Fixirung, da das gespannte Ligamentum annulare die Beweglichkeit der Fussplatte vermindert. Zu intensive, vom Ambos her dem Stapes mitgetheilte Stösse werden hierdurch parirt. Aus diesem Grunde kann der M. stapedius als Antagonist des M. tensor tymp. gelten und zwar auch in acustischer Beziehung insofern, als der Accommodation für hohe Töne durch den Tensor eine solche für tiefe Töne durch den Stapedius gegenüber zu stehen scheint.

Hensen glückte es, beim Hunde eine Nadel durch die Sehne des Stapedius zu führen. Die Nadel stand mit ihrer Spitze in dem Nervus facialis. Solange der M. tensor tympani intact war, zuckte sie energisch bei Angabe aller Tone, wahrscheinlich in Folge mechanischer Bewegung der Gehörknöchelchen durch ersteren Muskel. Nach Durchtrennung der Sehne des Tensor zuckte die Nadel im Stapedius nur noch bei Angabe hoher Töne, etwa von 7000 Schwingungen an. Bei tieferen

Tönen wurde der Ausschlag undeutlich, und Töne der grossen und Contra-Octave wirkten überhaupt nicht.

Energisches Zusammenkneifen der Augenlider (Contraction des Orbicularis palpebrarum) hat nach Lucae ein momentanes Ansteigen des Druckes im äusseren Gehörgang in Folge einer Auswärtsbewegung des Leitungsapparates, hervorgerufen durch eine Mitbewegung des M. stapedius, zur Folge. Dabei beobachtete er eine Abschwächung des Hörens sämmtlicher musikalischen Töne. Er glaubt, der Muskel bewirke eine Accommodation des Trommelfells für die höchsten, nicht mehr musikalischen Töne über 1000 Schwingungen in ähnlicher Weise, wie sie bezüglich des Tensor für die musikalischen Töne anzunehmen sind. Diese höchsten Töne werden daher leichter wahrnehmbar.

Reflectorische Contraction des M. stapedius lässt sich durch Druck mit dem Finger dicht vor dem Eingang des Gehörganges hervorrufen, ebenso durch leichtes Hin- und Herbewegen eines etwas angespitzten Holzstäbchens, einer Sonde oder dergleichen auf der Haut der Wange oder der Schläfe. Auf diese Weise lässt sich eine scharf begrenzte Zone ermitteln, bei deren Ueberschreiten die reflectorische Erregung sofort hörbar wird. Lähmung des M. stapedius verschafft der Wirkung des Tensor ein solches Uebergewicht, dass hohe subjective Geräusche auftreten, Hyperacuesis bei gleichzeitiger abnormer Tiefhörigkeit (Oxyokeia), ein Zustand, welchen Roux an sich selbst beobachtete.

Die Accomodation vollzieht sich stets binauricular und das Centrum für diesen binauricularen Reflex liegt, wie Gellé aus Beobachtungen bei Pachymeningitis cervicalis folgert, im obersten Theile des Halsmarks.

Bei Tauben konnte A. Ewald Druckschwankungen der Perilymphe bei Oeffnung des Schnabels beobachten. Dieselben werden veranlasst durch Zerrungen des Trommelfells seitens der leicht verschiebbaren Gehörgangshaut, welche Trommelfellbewegung von der Columella auf die Perilymphe übertragen wird. Durch diesen abnormen Druck der Endolymphe bei weit geöffnetem Schnabel werden die Vögel schwerhörig, ein weiteres Moment, welches die Taubheit des Auerhahns beim Balzen erklärt.

Schwankungen des Luftdrucks im Cavum tympani. Wie aus den vorher angeführten Thatsachen hervorgeht, bleibt die Hörfähigkeit auch bei Entfernung des schallleitenden Apparates innerhalb bestimmter Grenzen erhalten. Unter dieser Voraussetzung findet die Luftwelle für ihren Eintritt in das Mittelohr am Trommelfell kein Hinderniss, sie gelangt vielmehr direct auf die äussere Labyrinthwand und theilt die Bewegung durch die Knochenwand und die noch geschlossene oder offene Fenestra ovalis der Labyrinthflüssigkeit mit. Unter normalen Verhältnissen betheiligt sich die im Cavum abgeschlossene Luft an der Schallleitung zwar auch, jene durch die Knochenkette überwiegt aber in dem Maasse, dass die Luftleitung hiergegen nicht in Betracht kommen dürfte.

Wie gross der Einfluss der Form des Cavum auf den Intensitätsgrad der Luftleitung ist, wurde bisher speciell noch nicht untersucht. Ganz ohne Bedeutung scheint die verschiedenartige Gestaltung dieses

Hohlraums nach den Deductionen von Mach und Kessel nicht zu sein. Die Differenzen bei den einzelnen Thierspecies entstehen wesentlich durch die wechselnden Formen des ventralen Theils der Pars tympanica des Os petrosum. Schafe, Ziegen, Hunde sind mit einer einfachen innen glattwandigen Knochenblase ausgerüstet, deren Inneres beim Pferd durch coulissenartige, den Paukenring radienförmig umgebende Knochenplatten in einzelne Segmente zerlegt ist. Die betreffenden Partien des Rindes und Schweines zeigen sich, wie beim Menschen der homologe Processus mastoideus, mit engmaschigen Balkenwerk erfüllt (Paukenzellen). Bei der Katze wird die eigentliche, aus einer hohlkugelartigen Knochenblase Pars tymp. von einer zweiten bedeutend grösseren ähnlich geformten umgeben. Beide Kapseln cummuniciren durch eine hinter der Fenestra rotunda in der kleinen Blase befindliche runde Oeffnung.

Mach, welcher besonders den Einfluss des Cavum auf die Trommelfellschwingungen im Auge hatte ist der Ansicht, dass der allseitige Abschluss durch starre Wände den grössten Nutzeffect der Trommelfellschwingungen garantirt. Die Höhle darf jedoch nicht zu flach sein, denn bei geringer Tiefe werden schon durch kleine Trommelexcursionen bedeutende Expansivkräfte der eingeschlossenen Luft geweckt. Grössere Trommelhöhlen von regelmässiger Form sind befähigt die Schwingungen durch Resonanz zu verstärken, ein Umstand, welcher für die Perception minimaler Geräusche bei Katzen z. B. auf der Mäusejagd sicher von Bedeutung ist.

Wir haben bisher für unsere Betrachtungen einen allseitig gleichmässigen Luftdruck angenommen. Es entsteht nun die Frage, wie verhält sich die Schallleitung bei einer Aenderung des Druckes der Aussenluft?

Nehmen wir eine Verdichtung des umgebenden Stadiums an (Abfeuern eines Geschützes, Einfahren in tiefe Bergwerksschächte etc.), so leuchtet ein, dass das Trommelfell in das Cavum hineingedrängt und dadurch gespannt werden muss. Uebersteigt der Spannungszuwachs 100 *mm* Hg so tritt gleichzeitig Schmerzempfindung ein. Hochgradige Druckdifferenzen sind im Stande das Trommelfell zu sprengen (Feuer aus Belagerungs- oder Schiffsgeschützen). Die Schwingungsamplitude des Trommelfells muss sich in Folge der Spannung nothwendig verkleinern, die Hörfähigkeit wird vermindert, ganz besonders für tiefe Töne. Diesem Uebelstand lässt sich aber ohne Schwierigkeit abhelfen, indem man eine Schluckbewegung ausführt oder gähnt. In beiden Fällen öffnet sich die bis dahin geschlossene Tuba Eustachii und gestattet der Aussenluft vom Nasenrachenraum aus den Zutritt zum Mittelohr. Die Druckdifferenz zwischen äusserem und Mittelohr gleicht sich aus und die Spannung der Membrana tymp. kommt in Fortfall, die Töne werden jetzt ebenso deutlich vernommen als vor der Druckerhöhung. Einer Trommelfellzerreissung bei Gelegenheit von Dienstleistungen bei schwerem Geschütz beugt man am sichersten vor durch gähnend weite Oeffnung des Mundes.

Die Tuba Eustachii stellt einen knorpligen, sich an den Proc. styliformis, der

Pars tympanica, anlehnenden Halbkanal*) dar, welcher am tympanalen Ende eine knöcherne Grundlage besitzt und dessen Rand lippenförmig umgebogen ist. Das nasale Ende trägt beim Pferd eine breite, in den Rachenraum hineinragende Knorpelplatte, die den übrigen Thieren fehlt. Den Kanal kleidet eine drüsenhaltige glatte resp. gefaltete Schleimhaut aus, lateralwärts von den an ihr befestigten Levator und Tensor veli palatini bedeckt, bei Wiederkäuern und Schweinen nur von ersterem allein. Entwickelungsgeschichtlich nimmt die Eustachiische Röhre und Paukenhöhle die Stelle der ersten Visceralspalte ein. Sie darf jedoch nicht als einfach bleibende Spalte aufgefasst werden, sondern sie hat sich secundär, nachdem die erste Visceralspalte schon geschlossen war, neugebildet und zwar als Ausstülpung der Vorderarm-(Pharyngeal-) Höhle.

Contrahirt sich die auf der lateralen Wandfläche gelegene Musculatur, so tritt ein Klaffen der am tympanalen Ende luftdicht aufeinander liegenden Schleimhautfalten ein und die im Pharynx vorhandene Luft strömt unter erhöhtem Aussendruck nach dem Cavum tympani hinein, bei erniedrigtem Aussendruck (Ballonfahrt etc.) aus diesem nach dem Rachenraum heraus. Wie schon angedeutet, findet eine derartige, zur Eröffnung der Tuba führende Contraction bei jeder Schlingbewegung oder dem Gähnen statt, sie lässt sich aber auch willkürlich ziemlich isolirt herbeiführen, wenn man bei geschlossenen Lippen zu gähnen versucht. In jedem Falle hört man neben dem von Tensor tymp. verursachten andauernden Muskelton ein kurzes knackendes Geräusch, welches auf das Auseinanderreissen der feuchten Schleimhautflächen der Tuben zu beziehen ist. Von der Eröffnung der Tuba kann man sich sofort überzeugen, indem man bei gähnender Stellung des Unterkiefers und geöffneter Mundhöhle huk, nein, ja oder las spricht oder bei geschlossenen Lippen mit kurzen starken Athemzügen respirirt. In beiden Fällen erklingt der Ton resp. das respiratorische Reibegeräusch mit viel grösserer Intensität als bei nicht gähnender Mundstellung (Autophonie).

Unabhängig vom Aussendruck lässt sich die Luft im Cavum tympani comprimiren oder verdünnen, wenn man bei geschlossener Mund- und Nasenhöhle eine Schlingbewegung und gleichzeitig entweder eine kräftige Exspiration (positiver Valsalva'scher oder J. Müller'scher Versuch) oder eine ebensolche Inspiration (negativer Valsalva'scher Versuch) auszuführen versucht. Im ersteren Fall drängt die in das Cavum bei geöffneter Tube eingepresste Luft das Trommelfell nach aussen, im letzteren Fall saugt die intendirte Inspiration dasselbe nach innen. Dasselbe leistet eine während einer Schlingbewegung erfolgende Compressionen oder Aspiration der Luft unter Benutzung von Röhren, welche nach sonstigem Abschluss der Ostien in den Nasen-Rachenraum eingeführt sind (Politzer).

Geöffnet fungirt die Tuba demnach die Tuba als Ventilationsrohr der Paukenhöhle, geschlossen verhindert sie die Autophonie, sichert

*) Nur bei den Wiederkäuern wird die Tuba von der Schleimhaut vollständig zur Röhre abgeschlossen.

die ausgiebigste Uebertragung der Schwingungen auf die Gehörknöchelchen seitens des Paukenfells, welche im anderen Falle durch eine auf das letztere wirkende Luftdämpfung vermindert würden, und vermittelt endlich durch das Flimmerepithel, dessen Cilien in der Richtung nach der Rachenhöhle arbeiten, die Fortbeförderung des Paukenhöhlensecretes.

Eines nur den Solipeden eigenthümlichen Organes haben wir noch zu gedenken, nämlich des Luftsackes. Derselbe liegt zwischen hinterer Pharynxwand und Flügelgrube des Atlas, grenzt medial an den der anderen Seite und wird gebildet durch eine ausgedehnte, mediale Ausstülpung der Schleimhaut der Tuba, deren Knorpel die schlitzförmige, nach dem nasalen Ende klaffende Spalte an der lateralen Seite trägt. Beim Pferd erreicht derselbe im aufgeblasenen Zustand die Grösse eines Kindskopfes. Die Functionen sind noch nicht sicher festgestellt. Bei der Athmung betheiligt er sich insofern, als die Inspiration das Volumen ein wenig vergrössert, die Exspiration hingegen verkleinert. Günther sieht die Volumenänderung als eine passive Bewegung an, veranlasst durch Einsinken der hinteren Rachenwand beim Einathmen etc. Franck hält den Luftsack für einen Resonator, der zum Theil durch den Griffelfortsatz der Muschel, zum Theil durch verschiedene Stellung des Kopfes erweitert und verengert und demnach für verschiedene Töne angepasst werde. Theoretisch lässt sich hiergegen nichts einwenden. Für die Verstärkung der Luftschwingungen im Mittelohr würde der Luftsack in Wirklichkeit aber nur dann in Frage kommen, wenn beim Hören der Tubenverschluss, welcher unmittelbar vor der flach trichterförmigen Einmündung der Tuba ins Mittelohr durch eine mässig vorspringende Wulst der unteren Knorpellippe gesichert ist, gelüftet würde. Dies lässt sich annehmen, denn, von einer künstlich angelegten Oeffnung des Paukentheils aus, die eben einem Tubulus den Durchtritt gestattet, gelingt es mit Leichtigkeit, Luft durch die Tuba und den Luftsack einzutreiben. Die Hörfähigkeit im Allgemeinen erleidet nachgewiesenermassen keine Einbusse, wenn beide Luftsäcke mit Gyps z. B. ausgefüllt werden. F. Günther führte derartige Versuche im Jahre 1831 in folgender Weise aus. Er ging mit einem Metallkatheter, dessen Länge durch das Maass von der Flügelfalte der Nase bis zum inneren Augenwinkel bestimmt war, vom unteren Nasengang aus in die Tuba der einen Seite ein und liess gelösten Gyps bis zur Füllung des Luftsackes einfliessen. Günther wählte absichtlich blinde Pferde, deren Gehör grössere Empfindlichkeit als bei normalen Thieren zeigt; andererseits schloss auch die Blindheit eine Täuschung bei der Gehörprüfung, welche in einem geräumigen Zimmer durch Anrufen sowohl vor als nach der Einfüllung von Gyps vorgenommen wurde, aus. Auf Anruf von vier verschiedenen Seiten markirten die Thiere nach Anfüllung beider Luftsäcke durch Bewegung der Ohren und des Kopfes und selbst der erblindeten Augen die Richtung, aus welcher die Töne herschallten, so dass kein Zweifel über den völligen Gebrauch des Gehörs in demselben Maasse als vor dem Versuch bestehen konnte. Die Section bestätigte die gelungene Injection. In

jedem Luftsack fanden sich 630 *g* erstarrte Gypsmasse, welche auch die Tuben verstopfte. Zu erwähnen ist noch, dass die Pferde nach der Injection den zur Erde gesenkten Kopf gegen die Brust bewegten, wodurch ein Theil der Gypsmasse aus beiden Nasenlöchern entleert wurde. Durch sofortiges Hochbinden wurde weiterem Auspressen vorgebeugt. — Unter pathologischen Verhältnissen sammeln sich Schleim, Eiter, elastische käsige Concretionen bis zu Taubeneigrösse etc., auch Luft im Luftsack an. Im letzteren Falle fand Gerlach als Ursache Atrophie des Levator und Tensor veli palatini auf der veränderten Seite. Durch den Zug der nicht atrophirten Muskeln der Gegenseite wurde die Wand der Rachenhöhle nach der letzteren verschoben und die Rachenhöhlenwand an die äussere Fläche der in dieselbe vorragenden breiten Endplatte des Tubenknorpels angepresst, wodurch bei Ueberdruck in der Rachenhöhle die comprimirte Luft zwar in den Luftsack hinein, aber bei der Spannung der Muskulatur der gesunden Seite nicht mehr heraus gelangen konnte.

Inneres Ohr. Die Bekanntschaft mit den anatomischen Verhältnissen des inneren Ohres darf zwar als bekannt vorausgesetzt werden, nichtsdestoweniger lässt sich ein Eingehen auf anatomisch-histologische Einzelheiten nicht vermeiden, da gerade hierdurch die Erkenntniss der Function mancher Abschnitte dieses Organs und die Bedeutung desselben in phylogenetischer Hinsicht wesentlich gefördert wird.

• **Anatomisch-histologische Unterschiede bei verschiedenen Thiergattungen.** Die Lagebeziehungen des membranösen Gehororgans sind nicht bei allen Thieren die gleichen. Bei den niederen Wirbelthieren ist die Hohenaxe des häutigen Labyrinths mehr oder weniger senkrecht gerichtet, während sie bei den Säugern in Folge der starken Entwicklung des Gehirns aus der Richtung aussen, oben — unten, nach innen — unten, vorn verschoben ist. Hierdurch werden die für niedere Vertebraten passenden Bezeichnungen: vorderer hinterer Bogengang resp. Ampulle für Säugethiere weniger zutreffend, sind aber mindestens ebenso berechtigt wie die nach den Hauptebenen gewählten: sagittaler, frontaler Bogengang etc. Innerhalb des knöchernden Labyrinths ist die Lage der Pars superior eine excentrische; die mediale Seite wird durch gekrösartige Fortsetzungen der Endothelauskleidung der Hohlräume mit dem Periost in Berührung gebracht, so dass ein lateraler, von Perilymphe erfüllter Raum übrig bleibt.

Bezeichnung. An dem membranösen Gehororgan der Säuger unterscheidet Retzius eine Pars superior, welche den Utriculus mit Sinus superior und Sinus posterior, Recessus utriculi, Ampulla anterior mit Canalis membran. anterior, Ampulla externa mit Canalis m. externus und Ampulla posterior mit Canalis m. posterior umfasst. Pars inferior besteht aus dem Sacculus mit dem Ductus endolympaticus und der Cochlea, in welcher die Pars basilaris mächtig entwickelt, die bei den Vögeln und Reptilien stark ausgebildete Lagena aber rudimentär geworden ist. In die Lagena öffnet sich die Scala vestibuli und steht durch das Helicotrema mit der Scala tympani in Verbindung.

Das Gehororgan der Vögel steht dem der Krokodilinen sehr nahe, bietet aber gewisse Eigenthümlichkeiten, welche es zu einem selbständigen Typus erheben. Vor allem fallt die an der oberen Wandseite des Sinus superior gelegene Mündungsstelle des hinteren Bogenganges auf (bei Säugethieren an der unteren Wandseite). Der

Sacculus hat im Verhältniss zum Utriculus eine sehr geringe Grösse. Wie bei den Krokodilen besteht zwischen Sacculus und Utriculus eine lochförmige Communication. Das Gehörorgan der Reptilien bildet phylogenetisch den Uebergang zwischen Amphibien und den Vorfahren der Vögel, den Postreptilien, während die Vögel selbst als Seitenkette der letzteren zu betrachten sind.

Phylogenetisches. Bei den Lophobranchiern (Siphonostoma, Hippocampus) findet sich von den Bogengängen nur eine geringe oder fast gar keine Andeutung mehr. Der Canalis communicans s. utriculo saccularis fehlte bei 20 von 33 von Retzius untersuchten Teleosthierarten, so durchgängig bei den Acanthopteri, Pharyngognathi und Anacanthini. Bei den Physostomi ist derselbe durch eine dünne Wandstelle vertreten, bei den Plectognathi als enger Gang vorhanden und bei den Lophobranchiern so weit offen, dass man nicht mehr von einem Canal sprechen kann.

Von Acusticusendigungen sind bei Säugethieren nur sechs vorhanden, nämlich: Macula acustica recessus utriculi, Crista acust. ampullae anterioris, Crista ac. ampullae externae, Crista ac. ampullae posterioris, Macula ac. sacculi und Papilla ac. basilaris cochleae. Die bei Vögeln und niederen Vertrebraten am Sacculus vorhandenen Macula ac. neglecta und die Papilla ac. lagenae cochleae sind bei den Säugern vollständig verloren gegangen. Fig. 281 veranschaulicht diese Verhältnisse sowie die in Folgendem besprochene Acusticusverzweigung.

Der Nervus acusticus theilt sich im Meatus auditorius internus in einen Ramus



Fig. 281. Rechtsseitiges membranöses Gehörorgan vom Kalbsembryo (32 Wochen) von aussen, sechsmalige Vergrösserung. Retzius.

a Acusticus, *aa* Ampulla anterior, *ae* Ampulla externa, *ap* Ampulla posterior, *c* Cochlea (Ductus cochlearis), *ca* Canalis membran. anterior, *ce* Canalis m. externus, *cp* Canalis m. posterior, *csc* Canalis sacculo-cochlearis (reuniens Henseni), *cus* Canalis utriculo-saccularis, *de* Ductus endolymphaticus, *l* Lagena, *ls* Ligamentum spirale, *mb* Membrana basilaris, *ms* Macula ac. sacculi, *mu* Macula acust. recess. utriculi, *ra* Ramus anterior acust., *raa* Ramulus ampullae anterioris, *rae* Ramulus ampullae externae, *rap* Ramulus amp. posterior. *rb* Ramuli basilares, *rec* Recessus utriculi, *rs* Ramulus sacculi, *s* Sacculus, *sp* Sinus utriculi posterior, *ss* Sinus utriculi superior, *sus* Sinus utricularis sacculi, *u* Utriculus proprius, *vb* Vorhofsblindsack des Duct. cochlear.

anterior und posterior. Der erstere durchbohrt die Macula cribrosa posterior und zerfällt in drei Aeste: den Ramulus recess. utriculi, welcher nach aussen hin zur unteren vorderen Fläche des Recessus utriculi geht, um sich in herzförmiger Ausbreitung an der Macula ac. rec. utriculi zu verzweigen, ferner die beiden Ramuli für die vordere und die äussere Ampulle. Der hintere Hauptast, Ramus post., sendet zuerst nach aussen den in mehrere Bündel getheilten kleinen Ramulus sacculi durch die Macula cribrosa media zur Macula ac. sacculi, woselbst sich derselbe fächerförmig ausbreitet und giebt ferner ab den durch einen eigenen Knochenkanal zur hinteren Ampulle ziehenden Ramulus amp. posterioris (Vorhofsast). Der übrige dickste Theil des hinteren Hauptastes (Schneckenast) geht als Ramulus basilaris durch die Löcher der Fossa cochleae und der Umgebung derselben in die Schnecke ein, indem die zuerst abgehenden Bündel den vestibularen Theil des Ductus cochlearis versehen, während der eigentliche Stammzweig durch den Modiolus emporsteigt und Bündel durch die übrigen Lamina spiralis ossea in spiraliger Anordnung zu dem übrigen Theil der Basalwindung, zur Mittel- und Spitzenwindung des Ductus cochlearis sendet. Beim Schaf verlaufen nach Horbascewski Vorhofs- und Schneckenast bereits nach dem Austritt aus dem Gehirn vollständig getrennt. Das Pferd zeigt ähnliche Verhältnisse, nur findet sich zwischen beiden Aesten eine Anastomose. Einen besonderen Ramulus lagenae und R. neglectus wie bei Vögeln etc. giebt es bei Säugern nicht.

Cochlea. Die gewundene Form der Schnecke ist nur für die Säuger characteristisch. Bei den verschiedenen Thiergattungen wechselt die Zahl der Windungen. Beim Pferd und Kaninchen sind $2^1/_2$, beim Ochsen $3^1/_2$, beim Schwein fast 4, bei Carnivoren 3 und beim Menschen nicht ganz 3 Windungen vorhanden. Uebrigens bietet Gestalt und Richtung sowohl der Schnecke wie der Theile des Sacculus und der Pars superior bei den fraglichen Thieren ziemlich auffällige Unterschiede, auf welche hier nicht näher eingegangen werden kann. Aus der allgemeinen Gestalt und den Dimensionen des häutigen Labyrinthes lässt sich kaum auf eine niedrigere Stellung des Gehorganes der Hausthiere im Verhältniss zu denjenigen des Menschen schliessen. Eine höhere morphologische Entwickelung des Organes, wenn vorhanden, wäre eher in einem feineren Bau zu suchen. Greifbare Unterschiede sind aber auch hier nicht zu constatiren.

Der Ductus cochlearis mit Scala vestibuli und tympani entbehrt bei Vögeln und Reptilien der Windungen. Er stellt einen lang ausgezogenen, bei den niederen Vertebraten stark verkürzten, schliesslich auf eine Ausstülpung des Sacculus reducirten, schwach gekrümmten Schlauch dar mit sehr langer und schmaler Membrana basilaris und einer Papilla acustica basilaris, welche noch nicht zu einem Corti'schen Organ entwickelt ist, sondern ähnliche Verhältnisse zeigt wie die übrigen Nervenendstellen. Die Corti'schen Pfeiler fehlen, die Haarzellen zeigen nur geringe, die Fadenzellen keine Unterschiede denen gegenüber, welche an den Maculae vorkommen. Bei den Vögeln sind sämmtliche Haarzellen dieser Papille kürzer als gewöhnlich, bei den Reptilien nur die äusseren. An Stelle der Otokonien der Ampullen etc. liegt bei Vögeln den Cilien der Haarzellen eine membranöse Cuticularausscheidung auf. Eine Umwandlung der Papilla ac. basilaris zu einem eigentlichen Corti'schen Organ tritt erst, wie den Mittheilungen Pritschard's zu entnehmen ist, bei den Monotremen (Ornithorhynchus) auf, während im Uebrigen die Form derjenigen ähnelt, welche sich bei den Reptilien vertreten findet. Das Vorkommen einer Papilla ac. lagenae bei den Monotremen steht ebenfalls fest; es bilden dieselben demnach den Uebergang zwischen Postreptilien und den eigentlichen Säugethieren.

Bevor wir die Structurunterschiede des Corti'schen Organs bei den einzelnen Hausthieren hervorheben, sei einiger weiteren Abweichungen gedacht, durch welche

sich die Ampullen und die Reissner'sche Membran der Vögel und Reptilien auszeichnen. Vordere und hintere Ampulle besitzen je einen, die entsprechende Crista ac. kreuzenden, mit gewöhnlichem Epithel überkleideten, in das Lumen vorspringenden Wulst, über den die Haarzellen continuirlich fortziehen und welcher bei Vögeln besonders scharf ausgeprägt erscheint: das Septum cruciatum. Nur bei der Katze findet sich eine die Crista in der Querrichtung halbirende, von Haarzellen freie Querfirste, welche an das Septum cruciatum der Vögel erinnert. Die obere vordere Wand der Schnecke, die Membrana Reissneri, ist stark vascularisirt und durchgängig mit grossen grobkörnigen Epithelzellen ausgekleidet, wie solche sonst noch am Boden der Ampullen (bei Amphibien und Reptilien), der Stria vascularis der Säuger (dem Belag der peripheren mit dem Periost verbundenen Wand des Ductus cochlearis) und vereinzelt allenthalben zwischen den gewöhnlichen hellen Epithelien, namentlich in der Umgebung der Nervenendstellen vorkommen. Nach der Ansicht von Retzius gehören alle diese Zellen, obwohl verschieden entwickelt, zur Gattung der Waldeyer'schen Plasmazellen, weshalb er dieselben Plasmaepithelzellen nennt. Ihr Vorkommen in entwickelterer Form am Tegmentum vasculosum weist darauf hin, dass sie mit den Blutgefässen in Beziehung stehen und wahrscheinlich bei der Ausscheidung der Endolymphe betheiligt sind. Ob sie hierbei als eine Art Drüsenepithel fungiren, lässt sich nur vermuthen. Nach Hasse und Schwalbe soll der Liquor endolymphaticus seinen Abfluss durch die Arachnoidealscheide des Acusticus in den Subarachnoidealraum haben, da sie den Ductus endolymphaticus, der ein Ausweichen der Lymphe nach dem Schädelraum vermittelt, blind endigen lassen. Derselbe stellt eine anfangs trichterförmig gestaltete, dann rohrartige Verlängerung des Sacculus dar in der Richtung nach aussen und oben. Die Bezeichnung Ductus endol. erhält die Ausstülpung erst nach der Einmündung des Canalis utriculo-saccularis. Der Canal tritt in die Apertura aquaeductus vestibuli ein, durch den Aquaeductus hindurch (Böttcher), um an der hinteren inneren Fläche der Pars petrosa wieder auszutreten und mit einem kleinen, in der Dura mater belegenen Saccus zu endigen (Retzius). Nach Rüdinger finden sich am Fundus des Duct. endol. bei Embryonen von Katzen, Schweinen und Rindern constant verschieden grosse röhrenförmige Verlängerungen, welche die Endolymphe des inneren Gehörganges mittelst intraepitheliarer Lücken in die Lymphspalten der Dura mater direct abfliessen lassen. Die Abflussröhrchen sind von grossen subduralen Lymphspalten vollständig umgeben, so dass die Annahme eines Abflusses der Endolymphe durch die Arachnoidealscheide des Acusticus erübrigt.

Bei den einzelnen Hausthieren finden sich im Bau des Corti'schen Organs und der zugehörigen Theile folgende Unterschiede.

Zunächst wechselt die Form der Huschke'schen Zähne nach den Thierarten sowohl, als nach den Individuen und den verschiedenen Gegenden des Schneckencanals. So sind dieselben beim Kaninchen langgestreckt, bei der Maus kurz und stark gewölbt, bei der Katze und dem Hund vorn spitz; beim Rind und dem Pferde zeichnen sie sich durch ihre bedeutende Grösse aus, während beim Menschen Höhe und Wölbung wenig ausgeprägt erscheint. Am Hamulus verkümmern die Zähne allmählich vom Anfang der Krümmung an und verlieren sich unweit der Spitze desselben gänzlich. Die Zahnsubstanz besteht aus einer hyalinen, mit feinfaserigen Bindegewebszügen und sparsamen, rundlichen oder spindelförmigen Zellen durchsetzten Grundsubstanz, welche durch Essigsäure und verdünnte Alkalien aufquillt und heller wird. Die in den Furchen gelegenen interdentalen Zellen erheben sich bis zur Limbusoberfläche, bekleiden mit ihren oberen freien platten Enden vollständig die Zähne und gehen continuirlich in das Epithel der Membrana Reissneri und des Sinus spiralis internus über.

Um über die weiteren Einzelheiten der Vorstellung eine Stütze zu verschaffen, ist in Fig. 282 das Corti'sche Organ der Katze in der Seitenansicht nach Retzius wiedergegeben.

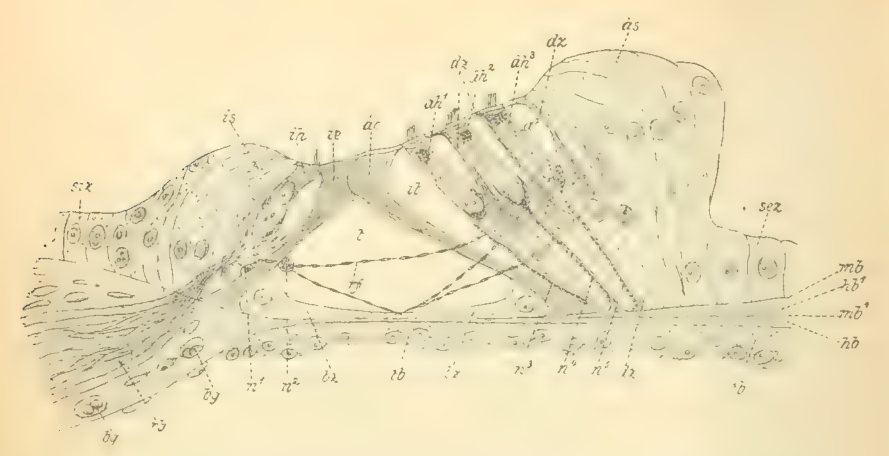


Fig. 282. Corti'sches Organ der Katze (Retzius).

äc äussere Pfeilerzellen, *äh¹*, *äh²*, *äh³* äussere Haarzellen erster, zweiter und dritter Reihe, *äs¹* äussere (Hensen'sche) Stützzellen, *ät* äusserster Theil des Nuel'schen Raumes, *bg* Blutgefässe, *bz* Bodenplatten der Pfeilerzellen den Tunnelboden auskleidend, *dz* Deiters'sche Zellen, *hb* Homogene tympanale Belegschicht der Membr. basilaris, *hb¹* Homogene Schicht der Membr. basilaris, *ic* innere Pfeilerzellen, *ih* innere Haarzellen, *is* innere Stützzellen, *it* innerster Theil des Nuel'schen Raumes, *mb* obere Schicht der Membrana basilaris (Basalmembran), *mb¹* untere oder eigentliche Faserschicht der Membrana basilaris, *n¹* innerer Zug spiraler Nervenfasern, *n²* spiraler Tunnelfaserzug, *n³*, *n⁴*, *n⁵* äussere Züge spiraler Nervenfasern, *rb* Nervenfasern des Ramulus basilaris, *rf* radiale Nervenfasern des Tunnelraumes, *sez* Epithel des Sulcus spiralis externus, *siz* Epithel des Sulcus spiralis internus, *t* Tunnelraum, *tb* tympanale Belegschicht spiraler Bindegewebszellen der Membrana basilaris.

Die Membrana basilaris ist in ihrer ganzen Breite aus feinsten, in radialer Richtung ausgespannten Fasern zusammengesetzt, welche in der inneren Zone (etwa bis zum äusseren Rande der Füsse der äusseren Pfeilerzellen) undeutlich hervortreten, in der äusseren Zone (Zona pectinata) aber scharf und deutlich erscheinen. Bei der Katze und dem Kaninchen findet beim Uebergang zur zweiten Zone eine Theilung in zwei Lagen statt, welche eine homogene Schicht einschliessen. Gegen das Ligamentum spirale hin treten beide Lagen wieder zusammenzu und setzen sich in die vestibulare Partie des letzteren fort; die obere (vestibulare) Faserlage tritt weit schwächer und undeutlicher hervor als die untere (tympanale), welche der gewöhnlich als Faserschicht der Basilarmembran beschriebenen Lage entspricht; die obere Lage ist nur durch besonders geeignete Präparate demonstrirbar; von den Fasern der unteren Lage kommen beim Kaninchen etwa 5—6 auf jede Fussplatte der äusseren Pfeilerzellen, beim Menschen etwa 4. An der tympanalen Fläche dieser Faserschicht liegt eine zweite homogene Schicht, eine Belegschicht, an deren tympanaler Seite die spiralen Bindegewebszellen mit langen bipolaren, varicösen Ausläufern gelegen sind. Bei der Katze scheinen die Verhältnisse sehr ähnlich zu sein. Beim Menschen ist die Basilarmembran auch in der äusseren Zone viel dünner wie beim Kaninchen und der Katze; es lässt sich hier nur eine deutlich hervortretende Faserlage und eine

homogene Schicht nebst der tympanalen spiralen Bindegewebszellenschicht wahrnehmen. Durchgehends besitzt die Faserlage an ihrem Anfange, dem ovalen Fenster gegenüber, die geringste Breite und nimmt an Länge zu, je mehr sie sich der Kuppel der Schnecke nähert. Beim neugeborenen Menschen fand Hensen zwischen Durchtrittslinie der Acusticusfasern vom inneren Rande bis zum Ansatz am Lig. spir. am äusseren Rande im Anfang des Ductus cochlearis eine Breite von 0,041 *mm*, am Hamulus eine von 0,495 *mm*. Die Breite wächst also vom Anfang bis zum Ende um das Zwölffache. Vergleicht man die Längen von den Fusspunkten der äusseren Corti'schen Pfeilerzellen bis zum Ligt. spirale, so findet man eine Verbreiterung fast um das Zwanzigfache (von 0,023 *mm* auf 0,41 *mm*). Die an der vestibularen Seite der bindegewebigen Membrana basilaris belegenen Theile bestehen nur aus Epithelzellen (und Derivaten derselben), sowie aus Nervenfasern; sie haften nur der Membran mehr oder weniger innig an und gehen nie organisch in dieselbe über. Bindegewebige Bestandtheile (Stützfasersysteme von Deiters und Lavdowsky) kommen zwischen diesen vestibularwarts von der Basilarmembran belegenen epithelialen Zellen, welche das eigentliche Corti'sche Organ ausmachen, keineswegs vor.

Die die beiden Reihen der Pfeilerzellen darstellenden Formelemente bestehen das ganze Leben hindurch aus wirklichen Zellen, welche die eigentlichen in ihrem Protoplasma erzeugten Pfeiler in sich einschliessen; ein Theil des Protoplasma dieser Zellen erhält sich das ganze Leben hindurch nicht nur an den Bodenplatten, welche den Tunnelboden vollständig bekleiden und sich zwischen den Pfeilerfüssen (die sphärische, in der Zeichnung nicht angedeutete Kerne enthalten) ausbreiten, sondern sie umgeben auch als dünne Mantelschicht ringsum die aus feinen Fasern gebauten Körper der Pfeiler. Jede Pfeilerzelle ist schon früh beim Embryo als eine selbstständige einfache Cylinderzelle angelegt. Die Entwicklung der Pfeilerzellen und Pfeiler, sowie die radiale Verbreiterung (Verschiebung) derselben geschieht im Ganzen nach dem von Hensen, Boetcher u. A. beschriebenen Schema (Kaninchen, Katze). Die Spannweite des Bogens, welchen die Pfeilerzellen bilden, beträgt nach Hensen's Messungen bei Neugeborenen am runden Fenster 0,019 *mm*, am Hamulus 0,085 *mm*, entsprechend einer Zunahme der Distanz der Fusspunkte um das 4—5fache. Die Länge der Pfeilerzellen erhoht sich von 0,048 auf durchschnittlich 0,95 *mm*. Die Gestalt und die relative Anzahl der Pfeilerzellen ist aus der Histologie (Bd. I, S. 571) bekannt.

Die Deiter'schen Zellen sind den Pfeilerzellen entsprechende Gebilde, welche zu derselben Zellengattung gehören wie die letzteren, obwohl ihre Ausbildung in mancher Hinsicht verschieden ist. Sie stehen nach aussen von den äusseren Pfeilerzellen in drei (Katze), zum Theil (Mensch, Kaninchen) vier Reihen mit alternirenden, polygonalen Fussflächen auf der Basilarmembran und ragen dicht gedrängt mit hellem, polygonalem Korper nach innen und vestibularwärts. Sie enthalten etwa in ihrer Mitte einen sphärischen Kern und gehen nach oben davon in eine körnige Parthie über, welche ihrerseits in einen schief nach der Seite (spiral nach der Schneckenspitze) hin durch den Nuel'schen Raum frei emporragenden, schmalen Fortsatz ausläuft, der sich in je eine Phalange 2.—4. Reihe fortsetzt; diese Phalangen sind die oberen freien Endplatten der Deiter'schen Zellen (Hensen). Durch die ganze Länge jeder dieser Zellen läuft ein aus mehreren Fäserchen bestehender, dem Pfeiler der Pfeilerzellen entsprechender Faden, welcher von der Mitte oder der inneren Hälfte der polygonalen Fussfläche an der Basilarmembran entspringt, sich der inneren Seite des Zellenkörpers sehr nähert und sich dann durch den kornigen Theil und den Phalangenfortsatz bis zur Phalange erstreckt. An der inneren Seite des körnigen Mitteltheils der Deiter-schen Zellen haften die unteren abgerundeten Enden der äusseren Haarzellen ohne jede organische Verbindung oder Verwachsung. Die Deiter'schen Zellen und die

äusseren Haarzellen sind keine Doppel- oder Zwillingszellen, wie Waldeyer, Gottstein und anscheinend auch Lavdowsky annehmen. Die freie vestibulare Oberfläche der Phalangen und die in ihren rundlichen Oeffnungen sitzenden oberen Enden der äusseren Haarzellen setzen die Lamina reticularis zusammen. Diese bildet, wie Hensen nachgewiesen hat, die meisten anderen Forscher aber bestritten haben, mit der Ebene der Basilarmembran einen spitzen Winkel, welcher beim Kaninchen grösser als beim Menschen und bei der Katze am kleinsten, jedenfalls aber ganz deutlich ausgeprägt ist. Die Oberfläche der Papilla basilaris stuft sich weiter nach innen hin allmählich ab und wird daselbst gebildet durch die sich an den oberen Enden der Pfeilerzellen ansetzenden inneren Stützzellen, welche bis zum Epithel des Sulcus spiralis internus reichen. Nach aussen von der Lamina reticularis steigt die Papille noch eine Strecke an den Hensen'schen äusseren Stützzellen an, um dann abgerundet stärker abzufallen; hierdurch entsteht am äusseren Umfang der Papille ein Zellenwulst, welcher beim Menschen in der Mittelwindung seine grösste Höhe erreicht. Beim Kaninchen und Meerschweinchen ist dieser Zellenwulst ausserordentlich stark entwickelt.

Die äusseren Haarzellen sind echt cylindrische Zellen, welche nur am untersten Ende, nach unten vom sphärischen Kern, eine grössere, körnig erscheinende Protoplasma-Ansammlung haben, sonst aber, wie Nuel sagt, hohl sind, d. h. mit einem fast flüssigen, hellen, structurlosen Inhalt und einer äusserst dünnen Hautschicht versehen sind; auf der Innenfläche dieser Hautschicht liegen beim Kaninchen dicht, bei der Katze und dem Menschen mehr zerstreut sehr feine, gleich grosse Körner; im oberen Ende der Zelle befindet sich der eigenthümliche, leicht vergängliche Hensen'sche Körper als ovales oder rundlich-ovales Gebilde unterhalb einer kleinen körnigen Ansammlung, welche ihn bisweilen zu umgeben scheint. Die an der vestibularen Fläche der Haarzellen befestigten und über die Lamina reticularis hervorragenden Stäbchen oder Haare stehen in halbkreis- oder hufeisenförmiger Anordnung. Beim Menschen sind sie viel zahlreicher wie bei dem Kaninchen und der Katze. Von dem fixirten oberen Ende gehen die Haarzellen frei durch den Nuel'schen Raum nach aussen und tympanalwärts, und haften nach Retzius mit ihrem abgerundeten, beim Menschen mehr zugespitzten unteren Ende, wie oben erwähnt, der körnigen Partie der Deiter'schen Zellen dicht an, ohne mit diesen wirklich verbunden zu sein oder etwaige sonstige Fortsätze nach oben oder unten zu schicken. Der von Nuel beschriebene, auch von Böttcher u. A. angenommene untere Fortsatz der Haarzellen nach der Basilarmembran, welcher am untersten Ende in die Deiter'schen Zellen eintreten oder sich auf der Basilarmembran direct inseriren soll, ist keineswegs an den Haarzellen vorhanden, sondern wahrscheinlich durch die dicht gedrängten Querschnitte der spiralen, die Deiter'schen Zellen eng umschliessenden Nervenfaserzüge vorgetäuscht worden. Die äusseren Haarzellen stehen in den bekannten alternirenden Reihen, von denen sich bei der Katze nur drei ganz regelmässig angeordnet vorfinden, zu denen beim Kaninchen und Hunde im oberen Theile der Mittel- und im grössten Theile der Spitzenwindung noch eine vierte, obwohl vielfach unterbrochene, äusserste Reihe hinzukommt. Beim Menschen ist zwar auch, wie Waldeyer nachgewiesen hat, eine vierte Reihe vorhanden. Diese ist aber nicht vollständig, sondern fehlt in der Regel in der Basalwindung und im angrenzenden Theil der Mittelwindung, um erst im übrigen Theil der Papilla, obwohl vielfach unterbrochen und unregelmässig, aufzutreten. Hierselbst findet man zuweilen einzelne Haarzellen einer fünften Windung. In den oberen Partien der Schnecke erscheint die dritte Reihe ebenfalls häufig unregelmässig, derangirt und unvollständig; hin und wieder ist dieses auch mit der zweiten Reihe der Fall, sogar in der ersten Reihe fehlen oft einzelne Zellen. Im Ganzen ist die Anordnung der

äusseren Haarzellen beim Menschen und zwar, wie es scheint, im Zusammenhang mit dem Auftreten der vierten Zellenreihe, durch ihre Unregelmässigkeit charakterisirt. Die von Waldeyer und W. Krause berechnete Zahl der äusseren Haarzellen des Menschen (18 000 resp. 19 800 dürfte entschieden zu gross sein; eine ganz genaue Berechnung ist, hauptsächlich wegen der erwähnten Unregelmässigkeit, äusserst schwer oder fast unmöglich, jedoch glaubt Retzius, die Zahl dieser Zellen nicht höher wie auf etwa 12 000 veranschlagen zu können; bei der Katze berechnet sie derselbe zu 9900, beim Kaninchen zu 6100.

Die inneren Haarzellen bilden beim Kaninchen, der Katze und dem Menschen eine fast nie unterbrochene Reihe, an deren Innenseite nur zuweilen einzelne überschüssige, ganz ähnlich gestaltete Zellen vorkommen. Im Bau unterscheiden sich die inneren in mehfacher Hinsicht von den äusseren und ähneln insofern den Haarzellen der Maculae und Cristae acusticae, als ihr Protoplasma körnig erscheint. Die von der oberen, (in spiraler Richtung länglich-ovalen) Endplatte ausgehenden Stäbchen oder Haare, welche beim Kaninchen auffallend grösser sind als bei den äusseren Haarzellen, stehen in fast gerader oder wenig gebogener Reihe in spiraler Linie angeordnet; das nach innen und tympanalwärts gerichtete untere Ende der inneren Haarzellen erscheint bald abgerundet, bald unregelmässig geformt, gezackt oder gleichsam eingekniffen; unter und nach aussen von ihnen liegt eine von Nervenfasern durchsponnene Zellenpartie, welche sich nur schwer erforschen lässt und in der That noch nicht genau erkannt ist. So viel Retzius finden konnte, gehören die am Nervenaustritt befindlichen Zellen (die »Körner«) nicht den Nerven an, sondern bilden nur eigenthümliche, unregelmässig gestaltete schmale Epithelzellen, welche zwischen den Nervenfasern eingelagert sind; sie schicken feine protoplasmatische Fortsätze nach oben zur Oberfläche der Papille hin; die etwas mehr nach innen belegenen Zellen gehen oben in breitere Platten über, welche in das Zellenmosaik der innersten abfallenden Ebene der Papille eingefügt sind.

Die Nervenfasern des Ramulus basilaris behalten bei allen Nervenendstellen fast bis zum Austritt ins Epithel ihre Myelinscheide und ihre Schwann'sche Scheide bei, selbstverständlich auch an der Papilla basilaris. Erst kurz vor dem Eintritt in die Kanäle der Habenula perforata geben sie diese Scheiden ab und treten blass in die eben besprochene Zellenpartie aus. Hier zerfallen sie mehr oder weniger in Primitivfibrillen, welche als varicös erscheinende Fäserchen theils spiral umbiegen und unter den unteren Enden der inneren Haarzellen den ersten oder innersten, etwas zerstreut verlaufenden spiralen Zug bilden, theils gehen einzelne Fäserchen an den Haarzellen empor und umstricken ihre unteren, bei der Katze conischen Theile sowie die sie umgebenden Epithelzellen. Katz lässt die in der Waldeyer'schen Körnerschicht sich verzweigenden feinsten Nervenfibrillen mit dem unteren Ende der inneren Hörzellen in Verbindung treten. Andererseits laufen zwischen den inneren Pfeilerzellen Fäserchen oder Bündel von Fäserchen in den Tunnelraum hinein, um hier neben dem unteren Ende der fraglichen Pfeilerzellen einen dicht gedrängten spiralen Zug, den spiralen Tunnelfaserzug zu bilden. Von diesem Zug zweigen sich die radial verlaufenden Fasern — bald als etwas dickere Bündel, bald als feine Fibrillen — ab, welche zwischen je zwei äusseren Pfeilerzellen nach aussen ziehen, um an der inneren Seite der Deiter'schen Zellen wieder in spiraler Richtung umzubiegen und die 3—4 äusseren spiralen Faserzüge zu bilden. Bei dem Kaninchen und der Katze sowie beim Meerschweinchen und beim Hunde verlaufen nun diese schmalen Fasern neben einander und in einander paralleler Anordnung getrennt an der inneren Seite der Deiter'schen Zellen erster Reihe und zwischen der zweiten und dritten, der dritten und vierten, sowie beim Kaninchen auch zwischen der dort theilweise vorhandenen vierten und

funften Reihe der fraglichen Zellen; man bemerkt diese Fasern an radialen Verticalschnitten als eine Kornerreihe zwischen den Deiter'schen Zellen, welche vom unteren Ende der äusseren Haarzellen fast bis zur Basilarmembran reicht. Beim Menschen liegen zwar diese äusseren spiralen Züge auch an der Innenseite der Deiter'schen Zellen; sie scheinen aber hier zahlreicher zu sein und sind im Allgemeinen zu dickeren, am Querschnitt länglich ovalen, hoch oben am unteren Ende der äusseren Haarzellen belegenen Bündeln zusammengepackt, nur mehr ausnahmsweise, vor Allem in der Basalwindung, verlaufen sie in der Art getrennt wie beim Kaninchen und der Katze. Ueber die Endigung dieser Fasern ist nur soviel sicher, dass die unteren Enden der äusseren Haarzellen die oberen Fasern der Spiralzüge berühren und ihnen sogar anhaften; ein directer Uebergang der Nervenfasern in die Haarzellen wurde von Retzius in keinem Falle beobachtet, namentlich vermisste er die von Nuel beschriebenen, nach oben zu den Haarzellenenden hin emporsteigenden Nervenfasern. L. Katz ist der Ansicht, dass von den obersten die Deiter'schen Zellen umschlingenden Nervenfasern aus sehr feine kurze Nervenfibrillen an das untere Ende der äusseren Haarzellen herantreten.

Was die intercellularen Räume anbetrifft, so ist in der Papilla basilaris der Säugethiere und des Menschen nicht nur der längst bekannte Tunnelraum vorhanden, sondern es kommt auch ein interessanter, erst in der späteren Zeit durch Nuel beschriebener Raum vor, den Retzius den Nuel'schen Raum genannt hat. Letzterer communicirt überall zwischen den äusseren Pfeilerzellen mit dem Tunnelraum, reicht zwischen diesen Zellen und der ersten Reihe der Deiter'schen Zellen bis zur Nähe der Basilarmembran hinab und zieht dann in der oberen Partie der Papille zwischen sämmtlichen äusseren Haarzellen bis zu den Hensen'schen Stützzellen nach aussen hin, ohne jedoch mit dem grossen endolymphatischen Raume direct zusammenzuhängen. Die äusseren Haarzellen sind in diesem intercellularen Raum aufgehängt, indem sie nur mit ihren oberen und unteren Enden befestigt sind, ferner steigen die Phalangenfortsatze der Deiter'schen Zellen frei durch diesen Raum empor.

Was endlich die in Fig. 282 nicht abgebildete Membrana tectoria s. Membr. Corti anbelangt, so lassen sich am besten zwei ineinander direct übergehende Zonen unterscheiden, eine an dem Limbus angeheftete dunne innere und eine frei hervorragende dickere äussere Zone. Beide bestehen aus feinsten Fasern, welche radial aber schief nach aussen verlaufen, indem sie beim Verlaufe nach aussen sich zugleich nach der Schneckenspitze hin ziehen. Die äussere Zone ist indessen bei verschiedenen Thieren etwas verschieden eingerichtet. Beim Kaninchen ist der äussere Rand am dicksten und trägt an seiner vestibularen Seite einen dicken, glänzenden, spiralen Randstrang, von welchem ein feines Fasernetz (Löwenberg) sich eine Strecke, etwas über die Hälfte der Zone sich nach innen hin erstreckt. An der tympanalen Fläche bemerkt man beim Kaninchen kein dem sogenannten Hensen'schen Streifen entsprechendes Gebilde. Bei der Katze ist ebenfalls der äussere Rand in der Regel ziemlich, jedoch nach den Windungen etwas verschieden dick, mit schwächerem oberen Randstrang und mit einem mehr oder weniger entwickelten freien Randnetz versehen, wogegen man vom Löwenberg'schen Netz nur Andeutungen sieht; dagegen kommt hier an der tympanalen Fläche der von Hensen entdeckte Streifen vor. Beim Menschen verdünnt sich die Membran nach dem äusseren Rande hin allmählich sehr und ist am Rande selbst entweder wie in der Basalwindung mit Randstrang oder wie in den anderen beiden Windungen mit einem frei hervorragenden Randnetze feiner verzweigter Fäden versehen. An der vestibularen Fläche der Membran findet man kein ihr eng anhaftendes Lowenbergs ches Netz. Dagegen ist gerade beim Menschen an der tympanalen Fläche der Membran der spirale Hensen'sche Streifen als glänzendes

Band stark entwickelt und liegt über und ein wenig nach innen von der Reihe der inneren Haarzellen.

Wenden wir uns nun denjenigen Vorgängen zu, welche sich an den näher geschilderten Organtheilen in Folge der Bewegung der Steigbügelfussplatte weiter abspielen.

Functionen des Labyrinths. Die Lufttheilchen, welche das Trommelfell in Schwingungen versetzen, schwingen mit verhältnissmässig grosser Amplitude, haben aber wegen ihrer geringen Dichtigkeit kein grosses Trägheitsmoment, können daher auch nicht erhebliche Widerstände, wie sie eine Flüssigkeit bietet, überwinden. Dieser Aufgabe wird durch den Mechanismus der Gehörknöchelchen Rechnung getragen. Der Druck ist soweit verstärkt, dass er das Labyrinthwasser, welches viel dichter und schwerer ist als die Luft des Gehörganges, schnell hin- und herzutreiben vermag, allerdings mit minimaler Amplitude. Es genügen aber auch ausserordentlich kleine Schwingungen, um die zum Theil an der Grenze des mikroskopischen Sehens liegenden Endapparate des Acusticus zu bewegen und den Nerv hierdurch zu erregen.

Die chemische Zusammensetzung der Labyrinthflüssigkeit ist von Dähnhardt untersucht. Die Perilymphe enthält 2 pCt. feste Bestandtheile, darunter beim Kochen nicht fällbares Eiweiss und Mucin, bei Fischen ist sie gallertig. In der dünnflüssigeren Endolymphe sind nur 1,5 pCt. feste Bestandtheile vertreten. Mucin in geringer Menge, Eiweiss nicht vorhanden.

Das Eintreiben des Steigbügels in die Fenestra ovalis kann nur unter der Voraussetzung erfolgen, dass die Labyrinthflüssigkeit irgendwohin ausweichen kann, da eine Compression der flüssigen Masse ausserhalb des Bereiches der wirkenden Kraft liegt. Für die erstere Alternative giebt es folgende Möglichkeiten, nämlich

1. Die Bewegung nach dem runden Fenster hin, welches durch eine Bindegewebsplatte, die Membrana tympani secundaria gegen das Cavum tymp. abgeschlossen ist. Um dahin zu gelangen, muss die Labyrinthflüssigkeit entweder durch das Helicotrema, die enge Oeffnung in Spitze der Schnecke von der Scala vestibuli zur Scala tympani hinüberfliessen oder, was das Wahrscheinlichere ist, den gesammten nachgiebigen Ductus cochlearis gegen die Paukentreppe mit schwacher Convexität der Lamina spiralis membranacea vordrängen. Ein Theil der Perilymphe tritt hierbei von dem in der Scala tympani in der Nähe des foramen rotundum befindlichen Anfange des Aqaeductus Cochleae nach dem Subarachnoidealraum hinüber. Das Umgekehrte muss eintreten bei Luftverdünnung im Gehörgang.

2. Kann die Flüssigkeit ausweichen nach dem Aquaeductus vestibuli, welchen der Ductus endolymphaticus nicht prall ausfüllt. Die discontinuirlichen Bewegungen der Perilymphe ertheilt den als Otolithenbehälter aufzufassenden Schläuchen des Vestibulum periodische Stösse und erzeugt durch Wirbelbewegung in den halbcirkelförmigen Kanälen eine Erschütterung der Ampullen. Die Cristae der letzteren tragen

Haarzellen, welche mit langen, spröden, aber elastischen, aus feinsten Fibrillen bestehenden Hörhaaren, jedoch nicht mit Otolithen versehen sind.

Die Letzteren sind Kalkconcremente und enthalten 75—78 pCt. anorganische Bestandtheile, darunter überwiegend kohlensauren Kalk. Sie bilden mikroskopische, länglich sechsseitige Krystalle (Arragonitform) und liegen in gallertartiger Schicht den mit kürzeren Haaren ausgestatteten Maculae ziemlich dicht an. Die kleinsten Krystalle zeigen Molekularbewegung. In die Epithelagen der Maculae senken sich Acusticusfasern ein, um an den Haarzellen zu endigen.

Sehen wir vorläufig von allen Hypothesen über den Zusammenhang der Nervenerregung mit den in den einzelnen Theilen des Labyrinths hervorgerufenen Bewegungen ab und vergleichen wir die über die Einrichtung des Labyrinths bekannten Thatsachen mit dem Verhalten der einzelnen Thierklassen und einigen bisher gewonnenen klinischen Erfahrungen, so können wir durch Ausschliessung zu einer Vorstellung über die Function der verschiedenen Labyrinthabtheilungen gelangen.

Erregungsmodus der Vestibularnerven. Bei niederen Thieren finden sich vom Kreise der Cölenteraten aufwärts Otolithensäcke, welche bei den höheren Krebsen Otholithenhaare von verschiedener Länge (0,14 bis 0,72 *mm*) enthalten. Daneben sind aber durch Otholithen nicht belastete, mit den in den Ampullen der Vertebraten befindlichen vergleichbare Hörhaare vorhanden, welche an ihrer Spitze gefiederte Annexe tragen und nicht wie die theils offenen, theils geschlossenen Otholithensäcke an den ersten Gliedern der inneren Antennen, sondern an der freien Körperoberfläche vorkommen. Hensen fand die Fähigkeit des Hörens erhalten, nachdem er bei Mysis vulgaris die Otholithensäcke exstirpirt und nur die äusseren Hörhärchen der Antennen geschont hatte. Die Hörhaare reagiren nicht auf alle Töne in gleicher Weise. Hensen leitete den Schall eines Klapphorns durch einen dem Trommelfell und den Gehörknöchelchen nachgebildeten Apparat in das Wasser eines kleinen Kästchens, in welchem ein Exemplar von Mysis derart befestigt war, dass man durch das Mikroskop die äusseren Hörhaare des Schwanzes beobachten konnte. Es zeigte sich hierbei, dass bestimmte Härchen nur auf bestimmte Töne reagirten. Dergleichen feine und steife Haare sind, gleichviel ob frei oder in geschlossenen mit Flüssigkeit erfüllten Räumen vorkommend, offenbar in hohem Grade geeignet, von den Bewegungen der Flüssigkeit mit bewegt zu werden und dabei eine mechanische Reizung der in dem Epithel zwischen ihrer Basis liegenden Nervenfäden hervorzubringen. Auch in Otolithensäcken, zu denen auch Sacculus und Utriculus der höher organisirten Thiere zu rechnen sind, entsteht bei jeder plötzlichen Flüssigkeitsbewegung eine mechanische Erregung der Nerven. Die leichte Membran mit dem Besatz von Neuroepithelien kann der Bewegung des Wassers augenblicklich nachgeben, während die schwereren Krystalle langsamer in Bewegung gerathen und auch ihre Bewegung wieder langsamer abgeben. Hierdurch entsteht eine Zerrung und Pressung der Sinnesepithelzellen resp. ihrer Cilien, welche

eine analoge Erregung der zugehörigen Nerven verursachen wie directe die Stäbchen und Zäpfchen der Retina treffende Aetherwellen an den Opticusfasern.

Erregungsmodus der Cochlearnerven. Ein ähnliches Princip gilt für die Schnecke. Auch hier finden wir die Haarzellen in allerdings etwas modificirter Gestalt wieder im Zusammenhang mit feinsten Nervenfäden, und zwar selbst in der rudimentären Schneckenanlage der Fische und in der nicht mit Corti'schen Bögen ausgestatteten Vogelschnecke. Die Stelle der Otolithen nimmt die Corti'sche Deckmembran ein, von welcher es noch nicht feststeht, ob sie in analoger Weise gegen die inneren und äusseren Haarzellen der Papilla basilaris schwingt wie die Otolithen gegen jene der Maculae acusticae des Utriculus etc. Dagegen ist ein anderer Bewegungsmodus, ein Schwingen der Haarzellen gegen die Membrana Corti hin als ziemlich sicher anzunehmen, wie aus dem Nachstehenden hervorgeht.

Für den Menschen steht zunächst fest, dass Schnecke und Labyrinth verschiedene Functionen haben. Dies lehrt überzeugend ein Fall, welcher von H. Steinbrügge beobachtet wurde.

Ein 45 jähriger Mann wurde regelmässig von eigenthümlichen respiratorischen Krämpfen und Sprachstörungen befallen, sobald er Instrumentalmusik irgend welcher Art, selbst nur leise Klänge oder Töne vernahm. Geräusche (Schuss, Trommeln, Eisenbahnlärm) blieben in dieser Beziehung erfolglos, trotzdem die acustische Wirkung vorhanden war. Die regelmässige Schwingungen veranlassenden Töne müssen demnach Acusticusfasern erregen, welche in anderen Bahnen verlaufen als jene, welche die durch Geräusche entstehenden nach der Medulla oblongata leiten. Mit dem respiratorischen Centrum und dem Kern des N. hypoglossus, auf welche der sensible Reiz in der angedeuteten intensiven Weise wirkte, steht aber der von der Schnecke kommende Acusticus-Ast in näherer anatomischer Beziehung als der vordere, ausschliesslich von den Ampullen und dem Utriculus kommende. Es ist daher die Annahme gerechtfertigt, dass die durch regelmässige Schwingungen erregbaren Endapparate in der Cochlea gelegen sind. Gemäss den von B. Baginsky gemachten Erhebungen an Kaninchen und Katzen (Labyrinthzerstörung und secundärer Nervenatrophie) geht der kleinere laterale Theil der hinteren Acusticuswurzel in das Tuberculum laterale*), und entbundelt sich hier der grössere mediale in den vorderen Acusticuskern, wo er sein Ende findet. Dieser Kern ist neben dem Tuberc. lat. und den in die hintere Wurzel eingelagerten Ganglienzellen als Ursprungsbezirk der hinteren Acusticuswurzel aufzufassen. Mit diesen Theilen des Rautenhirns steht in inniger Verbindung das Corpus trapezoides, in welchem

*) Keulenformiger Wulst, welcher beim Kaninchen mit seinem breiten Ende sich seitlich an die Medulla obl. anschliesst und mit dem verschmälerten Ende bis an den Boden des 4. Ventrikels reicht. Bei der Katze ist das Tuberc. lat. s. acustic. schwächer entwickelt.

nach Flechsig die Kreuzung der hinteren Acusticuswurzel erfolgt. Die vordere Wurzel des Acusticus scheint nach Forel an die Innenseite des gleichseitigen Corpus restiforme gegen den Bindearm des Kleinhirns zu verlaufen und zum Theil in einem ventral vom Bindearm gelegenen Kern zu endigen, während ein anderer Theil wahrscheinlich auf der Dorsalseite des Bindearms hinzieht. Der sogenannte äussere Acusticuskern steht nach Deiters und v. Monakow mit dem Acusticus überhaupt nicht in Zusammenhang. Wie Forel angiebt, ist auch der directe Connex des inneren Acusticuskerns mit dem Gehörnerven mehr als zweifelhaft.

Bei dieser Gelegenheit sei der weitere Verlauf der intercentralen Verbindungen des Acusticus mit der Hörsphäre des Grosshirns erwähnt. Durch Abtragungen der letzteren wird der Acusticus nicht geschädigt, es erweisen sich aber, abgesehen von den zugehörigen Stabkranzbündeln und deren Fortsetzung in die Capsula interna, das Corpus geniculatatum internum, sowie das Corpus quadrigeminum posticum in seinem hinteren Abschnitt atrophirt. Letzteres erscheint nach Flechsig nur bei jenen Thieren von dem C. quadr. antic. gesondert, bei denen eine deutlich entwickelte Schnecke vorkommt. In den Baginsky'schen Versuchen fanden sich in Folge der Zerstörung des Labyrinths im weiteren Verlauf der Acusticuskreuzung im Corpus trapezoides auf der Gegenseite atrophirte Faserzüge nicht über das C. genic. internum hinaus. Ueber die betreffenden Verhältnisse orientirt das von Baginsky entworfene Schema (Fig. 283), in welchem die intercentralen Opticusverbindungen gleichzeitig berücksichtigt sind.

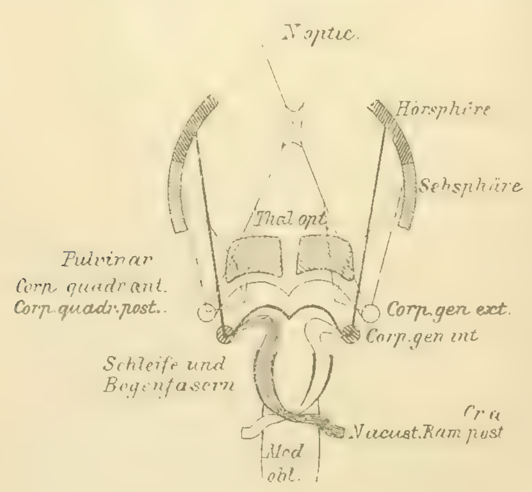


Fig. 283. Schema der intercentralen Acusticus- und Opticusverbindungen.

Nachdem wir die Schnecke als Perceptionsorgan für musikalische Töne kennen gelernt haben, entsteht die weitere Frage, ob die ver-

schiedenen Schneckenwindungen conform der zunehmenden Ausdehnung der Membrana basilaris mit dem daraufliegenden Corti'schen Organ durch differente Töne isolirt erregbar sind oder ob sämmtliche auf jeden Ton ansprechen, wie dies von Voltolini z. B. behauptet wird.

Ueber diesen Punkt ertheilt ein von Schwabach beobachteter Krankheitsfall Auskunft. Eine 32jährige Frau war in Folge einer Meningitis cerebrospinalis auf dem rechten Ohr für alle Schallquellen gänzlich taub, auf dem linken Ohr hochgradig schwerhörig geworden. Die Hörprüfung ergab für das linke Ohr, zu einer Zeit, als die Patientin noch bei vollem Bewusstsein war, vollkommene Taubheit für tiefe Töne (c). Die Töne der zweigestrichene Octave (c'') wurden durch Luftleitung noch 2—3 Sec., die der viergestrichenen Octave noch 5—6 Sec. gehört. Nach dem Tode fanden sich bei der mikroskopischen Untersuchung in den oberen Windungen der linken Schnecke hochgradige pathologische Veränderungen, in den Basalwindungen dagegen nicht. Am rechten Ohr, auf welchem auch die Perception für hohe Töne erloschen war, zeigte sich in den Basalwindungen ebenfalls tiefgreifende Erkrankung (zellige Infiltration des Nerv. cochleae, Atrophie der Fasern der Lamina spiralis und der Ganglienzellen im Rosenthal'schen Canal).

Hieraus geht unzweideutig hervor, dass durch Vermittelung der Basalwindungen nur die hohen Töne perceptirt werden, die tiefen dagegen durch die dem Helicotrema näher gelegenen Schneckenabtheilungen.

Dieses elective Verhalten der Papilla basilaris führt Helmholtz auf einen speciellen Fall des Mittönens resp. Mitschwingens isolirter Abschnitte der Membrana basilaris zurück. Hensen hatte zuerst auf den Zusammenhang der continuirlichen Verbreiterung ihrer mit ausgespannten Saiten vergleichbaren Radien und einer von den hohen bis zu den tiefen Tönen continuirlich fortgehenden Abstimmung aufmerksam gemacht, und Helmholtz bestätigte diese Ansicht, nachdem er sie nach den Regeln der analytischen Mechanik einer neuerdings durch L. Hermann in einzelnen Punkten angefochtenen Prüfung unterworfen hatte.

Aus dem Umstand, dass die Membrana basilaris in der Richtung der Radialfasern leicht zerreisst, in der darauf senkrechten hingegen einen hohen Grad von Widerstandsfähigkeit besitzt, folgt, dass die Spannung der Membran in der Längsrichtung nur eine geringe sein kann, da sie sonst quer einreissen würde. Nun verhält sich, wie die mathematische Theorie zeigt, eine Membran, welche nach verschiedenen Richtungen hin verschieden gespannt ist, bei ihren Schwingungen sehr viel anders als eine allseitig gleichgespannte. Auf letzterer verbreiten sich die auf einem Theil eingeleiteten Schwingungen gleichmässig nach allen Richtungen. Wenn aber die Spannung in der Längsrichtung verschwindend klein ist gegen die Spannung in der Richtung der Breite, dann verhält sich die Membrana basilaris ebenso, als wären ihre Radialfasern ein System von gespannten Saiten, deren quere membranöse Verbindung nur dazu dient, dem Drucke der Flüssigkeit genügende

Angriffsfläche zu gewähren. Dann werden die Gesetze ihrer Bewegung dieselben sein, als wäre jede einzelne dieser Saiten in ihrer Bewegung unabhängig von den andern und folgte jede für sich der Einwirkung des periodisch wechselnden Druckes des Labyrinthwassers in der Scala vestibuli. Es wurde demnach ein erregender Ton diejenige Stelle der Membran in Mitschwingungen versetzen, an welcher der Eigenton der gespannten und mit den Neuroepithelien, Stützzellen etc. belasteten Radialfasern der Membran dem betreffenden Ton entspricht. Die Beschränkung des schwingenden Theils der Membran würde von dem Grade der Dämpfung durch die Nachbartheile, namentlich durch die Reibung im Labyrinthwasser und das die Membran umgebende homogene Gallertgewebe abhängen. Die Deiter'schen Zellen wirken für die benachbarte zugehörige Corti'schen Haarzellen als besondere Dämpfer. Den Corti'schen Bögen fällt wahrscheinlich die Rolle zu, als relativ feste Gebilde die Schwingungen der Grundmembran auf abgegrenzte enge Bezirke des oberen vestibulären Theils der relativ dicken Papille besser zu übertragen, als dies durch unmittelbare Mittheilung der Schwingungen von der Grundmembran durch die weiche Masse des Zellenwulstes hindurch geschehen könnte. Bei Säugern sind die Haarzellen durch die steifen Faserzuge der Membrana fenestrata mit den Bogenzellen verbunden. Bei Vögeln bilden die Haarzellen eine dunne Schicht auf der Grundmembran, welche abgegrenzte Schwingungen derselben leicht aufnehmen kann, ohne sie allzuweit nach den Seiten hin mitzutheilen. Gleichviel nun, ob die Membrana Corti mitschwingt oder nicht, die Vibration der über den schwingenden Theilen der Basilarmembran befindlichen Haarzellen erzeugt an dieser Stelle eine besonders intensive Pressung der Cilien und Reizung der zugehörigen Nerven.

Corticale Erregung. Die Erregung im Acusticus selbst verläuft wie in jedem anderen beliebigen Nerven. Da anzunehmen ist, dass jede Nervenfaser mit einem besonderen Rindenbezirk des Hirns in Verbindung steht, so können wir jeden Nerv mit seinem ihm zugehörigen Rindenganglion als eine Individualitat betrachten, welche sich als solche dem Bewusstsein kenntlich macht, und welche wir als solche mit Hülfe des Gedachtnisses als diesem oder jenem Ton zugehörig wiederzuerkennen vermögen. Ein Gleiches ist auch bei Thieren vorauszusetzen; der Hund erkennt den Pfiff seines Herrn, das Pferd den Peitschenknall des Fuhrmanns, das Wild den Schuss des Jägers, und die Thiere reagiren darauf in entsprechender Weise. Das Unterscheidungsvermögen für Töne ist aber nur ein relatives. Das menschliche Ohr vermag nach E. H. Weber noch Töne als verschieden zu erkennen, deren Schwingungszahlen sich wie 1000 : 1001 verhalten. Man ist aber ohne nachhaltige Uebung nicht im Stande, einen einzelnen Ton mit seinem Notennamen ohne Weiteres zu bezeichnen. In diesem Sinne kann man die Basilarmembran als Tastfeld für Druckempfindungen betrachten, deren Perceptionorgan sich in der Hörsphäre findet.

Erkrankung der letzteren kann zu subjectiven Gehorswahr-

nehmungen, (Gehörsphantasmen, Gehörshallucinationen) führen, deren Vorhandensein sich bei Thieren mit Hirnaffectionen aus dem eigenthümlichen Ohrenspiel erschliessen lässt.

Klanganalyse. Bisher haben wir für das Entstehen von Gehörswahrnehmungen in der Hauptsache die Annahme zu Grunde gelegt, dass die Schallquelle einfache pendelartige Sinusschwingungen erzeugt, welche auf dem bis zum Labyrinth genauer verfolgten Wege zur Tonempfindung Veranlassung giebt.

Das Verständniss für das Zustandekommen einer Klangempfindung kann nunmehr ohne Schwierigkeiten gewonnen werden, wir haben nur dem früher inne gehaltenen Gang der Untersuchung in aller Kürze nochmals zu folgen.

Erklingen zwei Töne getrennt, aber zu gleicher Zeit, so entsteht in der Luft eine Bewegung, welche sich vergleichen lässt mit jener auf dem Wasser nach dem gleichzeitigen Hineinwerfen zweier Steine an zwei verschiedenen Stellen. Von jeder Stelle aus entstehen Wellenringe, welche sich vergrössernd aufeinander treffen und sich gegenseitig durchsetzen, bis sie an dem Ufer anlangen. Bei dem Zusammentreffen superponiren sich die einzelnen Wellenzüge algebraisch und bilden nur eine combinirte Welle von anderer Form als jede der beiden erzeugenden. In demselben Sinne findet auch eine Superposition verschiedener Schallwellensysteme in der Luft statt, welche sich ebenso wie einfache Sinusschwingungen graphisch darstellen lassen, wie dies in Fig. 284 versucht ist.

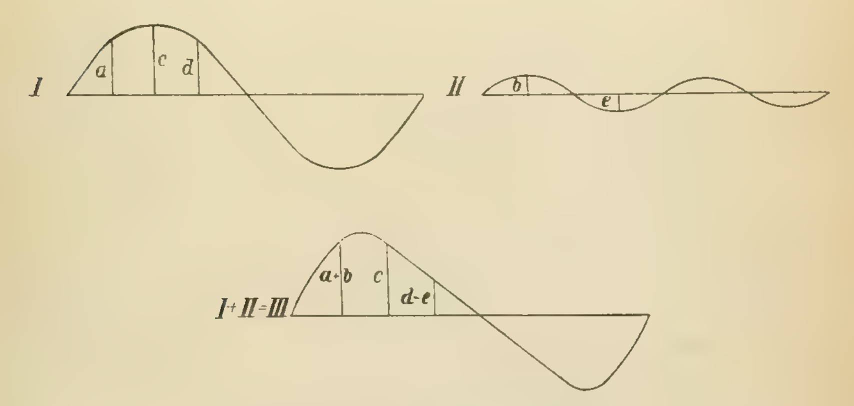


Fig. 284. Klangcurve des Grundtons.

Die Combination der Curve I mit einer Curve II geschieht einfach durch Zusammenlegung der Ordinatenhöhen, wobei die über der Abscisse liegenden Ordinaten von II addirt, die unter derselben gelegenen von den zu I gehörigen Ordinaten abgezogen werden. Hierdurch entsteht die Curve III. Dieser Klang aus dem Grundton und

dem ersten Oberton kann noch weiter mit Tönen combinirt werden, deren Schwingungszahl ein ganzes Vielfaches des Grundtones darstellt. In allen diesen Fällen ist die Luftbewegung rein periodisch, aber nicht mehr wie bei einfachen Tönen stetig, mit anderen Worten: musikalische Klänge geben rein periodische unstetige Luftschwingungen. Die Unstetigkeit drückt sich in der für den betreffenden Klang charakteristischen Art des Anschwellens und des Abschwellens aus. Umgekehrt lässt sich jede derartige Luftbewegung, welche einer zusammengesetzten Klangmasse entspricht, wieder in einfache Pendelschwingungen graphisch zerlegen.

Eine derartige Zerlegung findet aber auch im Ohr statt, und hierdurch entsteht jene Gehörsempfindung, welche man als Klangfarbe bezeichnet. Wenn ein Klang oder ein Accord dem Ohre zugeleitet wird, so gerathen alle diejenigen Abtheilungen der Membrana basilaris in Erregung, deren Abstimmung den verschiedenen, in der Klangmasse enthaltenen einzelnen Tönen entspricht und schliesslich zerlegt die durch Zuleitung seitens der synchron gereizten Acusticusfasern herbeigeführte Erregung verschiedener Rindenbezirke den Klang in seine einzelnen harmonischen Töne. Dasselbe gilt für combinirte Klänge. Eine Phasenverschiebung ändert in dieser Beziehung an der Gehörsempfindung nichts, obwohl graphisch die resultirende Curve gegenüber der ursprünglichen superponirten Curve eine Formveränderung aufweist, ähnlich wie die combinirte Welle, welche entsteht, wenn zwei Steine nicht gleichzeitig, sondern nacheinander eine Wasserfläche treffen.

Stehen die Schwingungszahlen zweier Töne nicht in dem einfachen Verhältniss von 1 : 2 : 3 u. s. w., so treten auffälligere Interferenzen auf, bedingt durch Zusammentreffen einer Verdichtungswelle mit einer in der Länge wenig verschiedenen Verdünnungswelle (graphisch Wellenberg und Wellenthal), wodurch die Schwingungsperiode eine Unterbrechung erleidet, welche deutlich empfunden wird (Stösse der Schwebungen, Battements). Erfolgen die Unterbrechungen in grossen Intervallen, so rufen sie die Empfindung isolirter Stösse hervor; folgen dieselben mit grösserer Geschwindigkeit aufeinander, so macht sich die Empfindung der Disharmonie geltend, welche verglichen werden kann mit dem Eindruck eines flackernden Lichtes. Treten die Schwebungen häufiger als 33 in einer Secunde auf, so nimmt die Empfindung der grellen Disharmonie wieder ab und zwar um so mehr, je häufiger die Schwebungen erfolgen.

Specielle Functionen der Organe des Vestibulum und der Bogengänge. Ueber die physiologische Bedeutung der Canales semicirculares herrschen durchaus getheilte Ansichten. Soviel steht fest, dass die Durchschneidung der Bogengänge die Gehörwahrnehmung nicht merklich alterirt, dagegen treten prägnante Störungen des Gleichgewichts

auf, besonders bei doppelseitiger Durchschneidung (Flourens). Characteristisch ist nach Landois die pendelnde Bewegung des Kopfes (bei der Taube) in der Richtung der Ebene des verletzten Bogenganges, welche besonders dann hervortritt, wenn das Thier Bewegungen intendirt. Bei Zerstörung aller Gänge erfolgen verschiedene pendelnde Kopfbewegungen, die das Stehen unmöglich machen. Landois sah die entsprechenden Bewegungen auftreten, als die freigelegten Gänge mit Kochsalzlosung bepinselt wurden. Breuer erzielte Drehbewegung des Kopfes durch elektrische Reizung der Kanäle. Landois glaubt die Gleichgewichtsstörungen und Schwindelanfälle, welche bei der galvanischen Durchströmung des Kopfes zwischen den Processus mastoidei oder von den äusseren Gehörgangen aus beim Menschen auftreten, auf die Bogengange beziehen zu durfen. Ausserdem wird in solchen Fällen Nystagmus beobachtet (Hitzig), welchen Cyon auch durch isolirte Reizung der Bogengänge hervorrief, und zwar horizontalen Nystagmus vom äusseren, vertikalen vom hinteren, diagonalen vom vorderen Canalis aus. Acusticusreizung bewirkt rotirenden Nystagmus und Axendrehung des Thieres nach der gereizten Seite. Nach Högyes handelt es sich um Erregung von Reflexbahnen, welche von jedem Labyrinth nach beiden Augen verlaufen. Sie ziehen durch die Acustici zum Centrum für conjugirte Augenablenkung, welche nach C. Wernicke im unteren Scheitelläppchen zu suchen ist. Nach Breuer macht es die topographische Disposition der Otolithenapparate wahrscheinlich, dass sie wie die Bogengänge mit der Perception räumlicher Verhältnisse zu thun haben. Jeder Kopfstellung entspreche eine bestimmte sie characterisirende Kombination von Gravitationsintensitäten an den vier Maculis. Er nimmt an, dass die Gravitation der Otolithenplatten, ihr Zug an den Zellhaaren die Nervenendstellen, errege und dieser Reiz im Centrum die Vorstellung von der Lage des Kopfes hervorrufe. Veränderungen in den Otolithenmembranen, welche nicht von Rotationsempfindungen begleitet seien, sollen im Centrum die Vorstellung progressiver Bewegung hervorrufen. Die Bogengänge vermitteln die Wahrnehmung von Drehungen; Druck resp. relative Bewegung der Endolymphe errege die Nervenendigungen und auf diese Weise sollen Drehbewegungen nach den drei Axen der Bogengänge zerlegt zur Wahrnehmung gelangen. Das Vestibulum vermittle somit Perceptionen, welche sich als statischer Sinn zusammenfassen lassen. Thatsächlich sind Gehörsstörungen, begleitet von Schwindelanfällen, beobachtet worden, und zwar zuerst von Ménière. G. Brunner fand als Veranlassung dieser Erscheinungen Hämorrhagie im Labyrinth. Schwere Fälle äussern sich durch plötzlichen Schwindel, Ohrensausen und hochgradige Schwerhörigkeit, Erbrechen, taumelnden Gang. Auf der anderen Seite lässt sich nicht verkennen, dass Verletzungen des Kleinhirnes und der Medulla bei vivisectorischen Eingriffen, welche ganz ähnliche Erscheinungen im Gefolge haben, wohl kaum zu vermeiden sind und, plötzliche Erkrankung unter den Ménière'schen

Symptomen auch ohne pathologische Veränderungen am Labyrinth vorkommt (Böttcher, B. Baginsky). Die Vertreter dieser negirenden Richtung betrachten die bei den höheren Thierklassen offenbar nicht abgestimmten Apparate (Hörhaare der Ampullen und der Otolithensäcke) als Geräuschapparat, welcher unregelmässige aperiodische Schwingungen, Toneinsätze, plötzliche Schwellungen des Tones, Schwankungen, Stösse bis zu gewisser Häufigkeit anzeigt, durch periodische Schwingungen aber kaum erregt wird.

Der Geruchssinn.

Von

Ellenberger.

Durch den Geruchssinn wird die Einwirkung der sogenannten Duftstoffe auf den Thierkörper zur Wahrnehmung gebracht. Der Vermittler dieser sinnlichen Wahrnehmung ist das Riechorgan.

Das Geruchsorgan. 1. Das periphere Endorgan. Bei den Säugethieren fungirt der dorsale und aborale Abschnitt der Nasenhöhle bezw. der Nasenschleimhaut, welcher als Riechgegend bezeichnet wird, als Riechorgan (s. Fig. 285 u. 286). Die Riechgegend (Regio olfactoria)

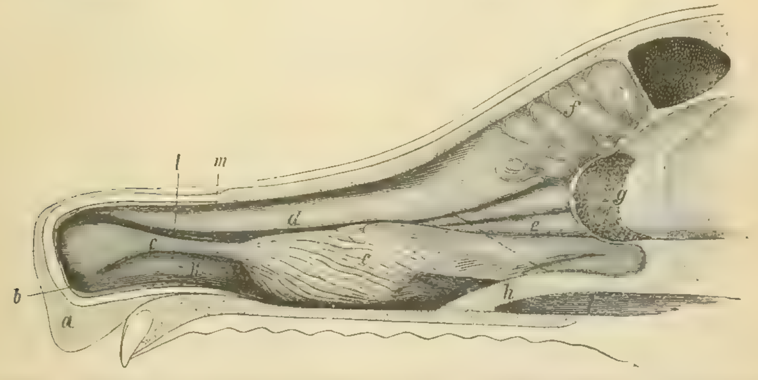


Fig. 285. Mediale Seite der Nasenhöhle vom Hunde. e) Regio olfactoria, aboral von der schrägen Linie.

der Nasenschleimhaut erstreckt sich lateralwärts auf das Labyrinth des Ethmoideum und auf den aboralen Theil der grossen Siebbeinmuschel (Fig. 285) und medialwärts auf den aboralen Abschnitt der Nasenscheidewand (Fig. 286). Zu dieser Gegend führen der mittlere und der dorsale Nasengang.

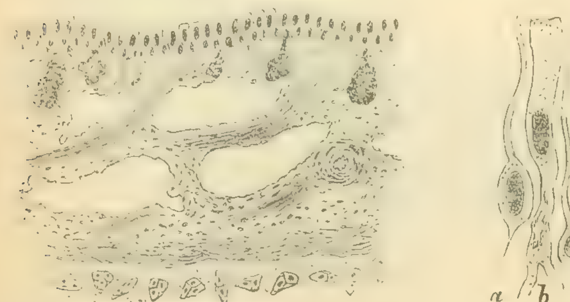
Die Schleimhaut der Regio olfactoria (Fig. 287) unterscheidet sich von der übrigen Nasenschleimhaut ganz erheblich, besonders aber durch das Vorkommen des Riechepithels (Fig. 288). Das Nähere über diese Verhältnisse findet man in dem I. Bande dieses Handbuchs (S. 548).

Es ist unbekannt, ob ausser den Nasenhöhlen auch noch die Nebenhöhlen der Nase irgend einen Einfluss auf die Riechwahrnehmungen haben. Auch über die Functionen des Jacobson'schen und Stenson'schen Organes weiss man nichts Sicheres.



Fig. 286. Medianschnitt durch den Kopf des Hundes. e) Regio olfactoria.

2. Als Leitungsnerv fungirt der erste Gehirnnerv, der N. olfactorius. Dass dies thatsächlich der Fall ist, ergiebt sich aus zahlreichen Beobachtungen: a) Nach beiderseitiger Durchschneidung des Riech-



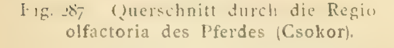


Fig. 287. Querschnitt durch die Regio olfactoria des Pferdes (Csokor).

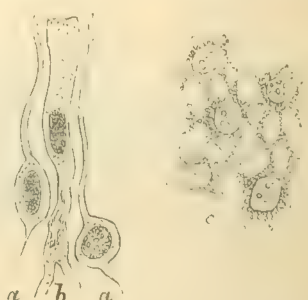


Fig. 288. Epithel aus der Riechregion (Csokor). a) Sinneszellen, b) Flimmerzellen, c) Basalzellen.

nerven verschwinden alle Geruchswahrnehmungen, während die Empfindlichkeit der Nasenschleimhaut für Kälte, Wärme, Druck, Kitzeln u. s. w vollkommen erhalten bleibt. Bei Zerstörung der Riechlappen tritt eine theilweise fettige Degeneration in den Riechzellen ein. b) Bei pathologischem, z. B. congenitalem Fehlen des Riechnerven oder der Riechkolben oder bei anderen pathologischen Vorgängen und Zuständen, welche die

Function des Nervus primus aufheben, ist die Riechempfindung verschwunden. c) Je dicker der Riechnerv bei einer Thierart ist, um so besser ist der Geruchssinn bei dieser Species entwickelt. d) Je grösser der Ausbreitungsbezirk des N. primus in der Nasenschleimhaut ist, um so vollkommener ist das Geruchsvermögen der betr. Thiergattung.

Der N. trigeminus, welcher sich ebenfalls in der Nasenschleimhaut vertheilt und welcher von Magendie als Geruchsnerv angesehen wurde, ist nur sensibler Nerv.

3. Das Riechcentrum liegt nahe oder an der Basis des Gehirns, und zwar nach Munk in dem Gyrus hippocampi, nach Ferrier in dem Gyrus uncinatus.

Reize für das Geruchsorgan. Es ist zweifelhaft, ob electrische, mechanische und thermische Reize auf den Endapparat der N. olfactorius einzuwirken vermögen. Es wird allerdings vielfach behauptet, dass die electrische Reizung des N. olfactorius Geruchsempfindungen hervorrufe. Als adäquater, specifischer Reiz für diesen Nerven, resp. seine Endorgane fungiren gasförmige, dampfförmige und flüchtige Stoffe, die wir als duftende, riechende Körper bezeichnen. Flüssigkeiten und feste Körper erregen das Geruchsorgan nicht. Es sind aber nicht alle gasförmigen und flüchtigen Stoffe riechbar. Den Grund für diese Thatsache kennen wir nicht. Es ist uns vielmehr unbekannt, welche Eigenschaften ein Körper besitzen muss, um riechbar zu sein. Wir kennen nur gewisse Bedingungen, welche die Entwickelung der Gerüche begünstigen oder hemmen. Die odoroskopischen Beobachtungen von Prevost und Liégeois können hier nicht berücksichtigt werden.

Die eigentlichen Riechstoffe geben fortwährend Partikelchen ihrer selbst an die umgebende Luft ab, sie verlieren also an Masse und Gewicht. Die abgegebenen Partikelchen reizen das Geruchsorgan; sie sind das Riechbare. Ueber die Bedingungen, unter denen das Riechbare sich entwickelt, wissen wir wenig, es ist uns nur bekannt, dass Wärme und Feuchtigkeit den Geruch begünstigen. Der Wasserdunst wird wohl vielfach zum Träger der Riechpartikelchen. Deshalb verlieren manche Körper beim totalen Eintrocknen ihre Riechbarkeit.

Gustav Jäger hat sich mit dem Geruchssinn und den Riechstoffen eingehend beschäftigt. Einiges seiner Betrachtungen über das Riechbare, über die Riechstoffe soll hier erwähnt werden. Jäger ist der Meinung, dass fast alle Naturobjekte riechen. Er bezeichnet deshalb im speciellen als Riechstoffe diejenigen Stoffe, welche einen lebhaften Eindruck auf den Geruchssinn ausüben, also eine lebhafte Erregung des Geruchsorgans hervorrufen. Die Riechstoffe stammen aus allen drei Naturreichen. Die Riechbarkeit derselben hängt nicht unwesentlich von ihrer Temperatur und von ihrer Flüchtigkeit ab. Bei zu niederer Temperatur können sie geruchlos werden; eine gewisse höhere Temperatur ist also stets erforderlich; mit der steigenden Temperatur steigt in der Regel die Riechbarkeit. Ebenso verhält es sich mit der Flüchtigkeit. Diese Eigenschaft der Körper ist ausser von der Temperatur bei Elementen wohl wesentlich abhängig von ihrem Atomgewicht und bei Verbindungen von ihrer chemischen Constitution (von dem Atomgewicht ihrer Elemente, von der Atomzahl ihrer Mole-

cule, von der Form und Lagerung der Molecule und von der Lagerung der Atome). Je geringer das Atomgewicht eines Elementes ist, um so flüchtiger und um so riechbarer ist der Körper. Wird aber das Atomgewicht eines Elementes zu niedrig, dann kann es nicht mehr reizend auf das Riechorgan wirken. (So verhalten sich die geruchlosen Elemente Wasserstoff, Stickstoff). Treten die geruchlosen Elemente in Verbindungen auf, dann entscheiden die Molecüle über die Riechbarkeit der Körper; die Schwere des Moleculs steigt mit der Zahl der Atome; danach nimmt die Riechbarkeit der Verbindungen geruchloser Elemente zunächst mit der abnehmenden Flüchtigkeit und mit dem steigenden Moleculargewicht zu; steigt das Moleculargewicht aber bedeutend, dann nimmt die Flüchtigkeit und Riechbarkeit wieder ab und erlischt unter Umständen ganz, wie z. B. beim Eiweiss, welches das höchste Atomgewicht hat. Sehr flüchtige Stoffe mit niederem Atomgewichte verbreiten sich lebhaft in der Luft (durch Diffusion), sie verfliegen rasch und verschwinden, sie ermüden auch die Geruchszellen. Diese Stoffe wirken lebhaft, aber nur sehr kurze Zeit, auf den Geruchssinn ein. Weniger flüchtige Stoffe mit hohem Atomgewicht diffundiren schwer und langsam in der Luft und ermüden die Riechzellen nicht so rasch. Sie haben einen anhaltenden Geruch. Nicht immer gehen Flüchtigkeit und Riechbarkeit eines Körpers einander parallel. Ausser dem Gewicht und der Masse des Molecüls entscheidet namentlich die Molecularbewegung und die qualitative Zusammensetzung des Moleculs über die Riechbarkeit. In letzterer Beziehung ist zu bemerken, dass manche Elemente (Brom, Phosphor, Schwefel) ihren Verbindungen erfahrungsgemäss eine hohe Riechbarkeit geben. Weiterhin entscheidet über die Riechbarkeit eines Körpers sein Verhalten zu den umgebenden Stoffen, namentlich seine Absorptionsaffinität.

Die Riechstoffe besitzen sowohl ein verschiedenes Löslichkeitsverhältniss und eine verschiedene Anhänglichkeit zu Flüssigkeiten, als auch eine verschiedene Affinität zu festen Körpern. Oel zieht meist wohlriechende Stoffe an, während Wasser, Bier, Wein übelriechende Stoffe absorbiren. Hornstoffe (Haare, Schuppen, Nägel) ziehen wesentlich fettlösliche Riechstoffe, die Pflanzenfasern dagegen die wasserlöslichen übelriechenden Stoffe an. Die Riechstoffe sind auch verschieden anhänglich zu den umgebenden Körpern. Ein schwer sich verflüchtigender Riechstoff, der mit einem Festkörper, der ihn anzieht, in Verbindung gebracht wird, ist anhänglich. Ein leicht sich verflüchtigender Körper haftet an einem Festkörper, der ihn nicht anzieht, nicht; er verfliegt; der Festkörper ist riechstofffrei.

Jeder Körper besitzt ein Optimum der Riechbarkeit; von da ab nimmt dieselbe mit zunehmender und abnehmender Concentration ab. Anfangs ist allerdings in der Regel die Verdünnung für das Geruchsorgan günstig, weil die Molecularbewegung zunimmt. Rosenöl riecht concentrirt schlecht, verdünnt dagegen gut.

Die Riechstoffe der Lebewesen, ihrer Ausscheidungsprodukte und ihrer Gewebe und Organe bezeichnet Jäger als specifische Riechstoffe. Je nachdem die Gerüche zweier Individuen (resp. zweier Species) harmoniren oder disharmoniren, entstehen Sympathien oder Antipathien. So entsteht auch die Umgangswahl unter Menschen und Thieren. Die Gerüche der Individuen sind ausserordentlich mannigfaltig, ebenso die Harmonien und Disharmonien. Da ein und derselbe Stoff für ein Lebewesen wohlriechend, für ein anderes übelriechend ist, so folgt daraus Anziehung und Abstossung und die specifische Auswahl (Schmarotzer suchen die betr. Pflanze auf etc.). Aus den specifischen Beziehungen der Riechstoffe zu den Geschlechtswerkzeugen ergiebt sich die Fortpflanzungswahl;

oft sind besondere Duftorgane für diesen Zweck vorhanden. Aus den Beziehungen der Riechstoffe zum Geschmacksorgan ergiebt sich die Nahrungswahl (appetitlicher Geruch). Die duftenden Ausscheidungen der Thiere zerfallen in Lust- und Ekelstoffe (Unluststoffe), Selbstarzneien und Selbstgifte. Letzteres sind die Excrete, die Excremente. — Kranke Individuen riechen anders als gesunde; sie suchen sich aber oft die richtigen Heilmittel nach dem Geruch aus. Es besteht also Riechstoffrelation zwischen der Umgebung und dem Kranken.

Bedingungen der Geruchswahrnehmungen. Eine Geruchsempfindung kann nur zu Stande kommen, wenn die gasförmigen Riechstoffe in Mischung mit der Athmungsluft über die Riechzellen wegstreichen und diese direkt erregen. Normaler Weise werden die Riechstoffe mittelst des Luftstroms in die Nase eingesaugt und so dem Riechorgan zugeführt. Nur der Inspirationsstrom scheint das Riechen zu vermitteln, weil nur er Luft zur Regio olfactoria hinführt. Riechende Stoffe, die mit dem Munde aufgenommen und dann durch die Choanen und die Nase exspirirt werden, riechen nicht, oder nur ganz schwach. Der Exspirationsstrom geht in der Regel nur durch den ventralen, der Inspirationsstrom hingegen durch den ventralen und mittleren und wohl auch durch den dorsalen Nasengang. Die Luft, welche durch den dorsalen Nasenwinkel eintritt, geht direct durch den dorsalen Nasengang zum Riechorgan; deshalb reissen die Thiere beim Riechen die Nasenlöcher weit auf.

Die ventrale Nasenmuschel ist für das Riechen besonders wichtig. Wenn dieselbe fehlt, dann ist das Riechvermögen gering oder ganz aufgehoben. Durch ihre Form und Lage wirkt sie als Zuleitungsapparat der Luft zur Regio olfactoria. Sie hat aber auch noch einen anderen, unbekannten Nutzen beim Riechen. Riechstoffe, welche direct gegen die oberen Muscheln, die Regio olfactoria, geblasen werden, erzeugen keine oder nur eine schwache Geruchsempfindung gegenüber der beim normalen Lufteinziehen zu Stande kommenden Empfindung. — Vielleicht liegt der Nutzen der ventralen Muschel darin, dass durch Einengung des Nasenganges die Luft unter einen gewissen, die Absorption der Riechstoffe fördernden Druck gesetzt wird (C. Ludwig).

Nur Gase und Dämpfe können gerochen werden. Flüssigkeiten, welche Riechstoffe enthalten und duften, veranlassen keine Geruchswahrnehmung, wenn sie direkt über das Riechepithel hinweggeleitet werden. Sie schädigen vielmehr das Riechepithel; letzteres thut auch einfaches Wasser. — Für das Riechen scheint der erste Moment der Berührung der Riechstoffe mit den Riechzellen am günstigsten zu sein; daraus erklärt sich das Schnüffeln der Thiere.

Qualitäten der Geruchsempfindungen. Im Gegensatze zu dem Gehör-, Seh- und Geschmackssinne besteht bei dem Geruchssinne keine Eintheilung in Empfindungs-Qualitäten. Wir kennen keine elementaren Geruchsarten, aus denen sich etwa die Gerüche zusammensetzten. Es kann deshalb auch von keiner specifischen Energie der Nervenfasern für Geruchsqualitäten die Rede sein. Demgemäss können wir uns auch keine Vorstellung von den Ursachen der Verschiedenheiten der Gerüche machen. Ja, es giebt nicht einmal Benennungen für die verschiedenen

Gerüche, wir benennen sie nach Beispielen und ziehen Aehnlichkeiten und Vergleichungen mit anderen Eindrücken heran.

Fröhlich hat die Gerüche in drei Hauptgruppen unterschieden, in 1. duftende Gerüche, die nur auf den N. olfactorius einwirken (ätherische Oele, Harze, Balsame), 2. scharfe Riechstoffe, die auch den N. trigeminus erregen (Chlor, Brom, Essig etc.), 3. Stoffe, die nur Gefühlseindrücke, die man aber auch als Gerüche zu bezeichnen pflegt, hervorrufen (z. B. Kohlensäure). Die duftenden, echten Gerüche haben niemals Reflexbewegungen im Gefolge, während diese durch die ad 2 und 3 angeführten Eindrücke hervorgebracht werden können.

Die Eintheilung der Gerüche in angenehme und unangenehme, in Wohl- und Uebelgerüche ist subjectiver Natur und hat mit den Geruchsqualitäten nichts zu thun.

Jäger spricht noch von gewissen qualitativen Beziehungen der Geruchsempfindungen, welche hier Erwähnung finden sollen. Er nimmt an, dass ein Antagonismus der Quantität in qualitativer Hinsicht besteht und lehrt danach, dass Wohlgerüche in starker Concentration zu Uebelgerüchen und letztere in sehr starker Verdünnung zu Wohlgerüchen werden. Er lehrt weiter, dass die Sättigung eines Individuums mit einem Riechstoffe (oder einem Schmeckstoff) unangenehme Gefühle hervorrufe, wenn der gleiche Eindruck von Neuem einwirke. Der mit Bier gesättigte Mensch fühlt Widerwillen gegen das Bier; dasselbe ruft bei ihm eine unangenehme Geruchsempfindung hervor.

Die Qualität der Geruchsempfindungen variirt bei demselben Riechstoffe nach der Individualität, d. h. nach der Specificität und der Disposition des riechenden Individuums.

Beispiele: Ein Geruch ist dem einen Menschen angenehm, einem andern unangenehm; ein Riechstoff wirkt auf einen Menschen, so lange er gesund ist, angenehm, während er einen unangenehmen Eindruck hervorruft, wenn derselbe Mensch krank ist; ein Riechstoff ruft bei einer Thierspecies eine sehr lebhafte, bei einer anderen gar keine Riechempfindung hervor, ist also der letzteren Thierart indifferent. Der Mensch erklärt viele Dinge für geruchlos, welche von den Thieren sehr gut gerochen werden; andererseits nimmt der Mensch gewisse Gerüche wahr, welche die Thiere nicht empfinden.

Das Qualitative des Geruchs richtet sich auch nach der chemischen Constitution. Den Einfluss der chemischen Constitution auf den Geruch erkennt man aus der Thatsache, dass eine Aenderung der chemischen Constitution auch eine Aenderung des Geruchs hervorruft. Dabei ist allerdings zu bemerken, dass die chemisch gleich oder ähnlich construirten Körper nicht immer einen gleichen oder ähnlichen Geruch haben.

Für die Geruchsemfindungen giebt es keine Skala, wie für die Schall- und Lichtempfindungen; sie sind vielmehr so mannigfaltig wie die Naturobjekte.

Jedes Lebewesen hat einen specifischen und individuellen Geruch (activ und passiv).

Die Art der Erregung der Nervenendorgane durch die Riechstoffe ist absolut unbekannt. Man hat die Einwirkung der Riechstoffe auf die Nervenenden vielfach als einen chemischen Vorgang gedeutet. Dieser Anschauung kann ich mich nicht anschliessen, ich halte dieselbe für unrichtig. Ich glaube mit vielen Anderen, dass die Riechpartikelchen durch die Form und die Bewegung ihrer Molecule, resp. durch eine durch diese

veranlasste Aetherbewegung auf die Riechhaare und die Riechzellen einwirken. Die Reizung der Riechzellen erfolgt offenbar durch eine Bewegung, also in derselben Weise wie die Reizung der Hör- und Sehzellen.

Man hat wohl auch geglaubt, das starke Wärmeabsorptionsvermögen, welches die riechenden Dämpfe nach Tyndall besitzen, zur Erklärung des Zustandekommens der Reizung der Riechnerven heranziehen zu sollen. Dies ist sicherlich mit Unrecht geschehen.

Wir kennen in Bezug auf das Zustandekommen der Geruchsempfindungen weder die Natur des erregenden Reizes, noch den psychischen Vorgang seiner Einwirkung, noch das Wesen des Erregungsprocesses (von dem peripheren bis zum centralen Organ); wir kennen nur die Bedingungen des Zustandekommens von Riechempfindungen und die Umstände, die auf die Intensität einwirken.

Die Geruchsempfindungen verknüpfen sich natürlich auch mit Vorstellungen, wodurch dieselben auf äussere Objekte, die dann riechende Körper genannt werden, bezogen werden. Mit den Geruchsempfindungen kommt auch die Vorstellung des Angenehmen oder Unangenehmen zu Stande.

Die Reactionszeit für Geruchswahrnehmungen ist nicht sicher bekannt, sie ist länger als die für Hör- und Sehwahrnehmungen und wird angegeben auf 0,2—0,5 Secunden. Sie hängt natürlich von der Concentration der Aufmerksamkeit ab.

Intensität und Feinheit der Geruchswahrnehmungen. Man hat beim Geruchssinne die Unterscheidung zwischen Feinheit und Schärfe des Geruchs gemacht. Unter Feinheit des Geruchs versteht man das Vermögen, möglichst kleine Geruchsunterschiede festzustellen, während man unter Geruchsschärfe die Fähigkeit begreift, eine möglichst geringe Menge eines Riechstoffs wahrzunehmen. Die Feinheit, die Schärfe und die Stärke (Intensität) des Geruchs sind von verschiedenen Umständen abhängig.

1. Von der Thierart. In dieser Beziehung herrschen ausserordentliche Verschiedenheiten. Die Thiere besitzen meist einen stärker entwickelten Geruchssinn als der Mensch und lassen oft eine ausserordentliche Feinheit und Schärfe der Geruchsempfindungen erkennen. Unter den Hausthieren besitzt der Hund das grösste Geruchsvermögen.

Jagdhunde ermitteln durch den Geruch die Spur eines Wildes, das oft 1—2 km entfernt ist. Aus dem Geruch, den die Fussspuren seines Herrn hinterlassen haben, erkennt der Hund oft noch nach langer Zeit den Weg, welchen sein Herr gegangen ist. Aber auch die wilden Pferde haben einen gut ausgebildeten Geruchssinn. Sie wittern auf weite Entfernungen hin Thiere ihrer Art u. s. w. Diese und viele andere Thatsachen weisen auf eine Schärfe des Geruchssinnes der Thiere hin, von denen sich der Mensch keine Vorstellung machen kann. Sie beweisen aber auch, dass die Thiere ein gutes Gedächtniss für Riechempfindungen haben.

2. Von der Individualität. Die verschiedenen individuellen Grade der Geruchsschärfe und Geruchsfeinheit sind z. Th. angeboren z. Th. durch Uebung oder Mangel an Uebung erworben. Kinder riechen

weniger gut als die Erwachsenen; die in der Freiheit lebenden Menschen und die wilden Thiere besitzen einen feineren und scharferen Geruch als die Culturmenschen und die zahmen Thiere.

3. **Von der Grösse der erregten Schleimhautfläche.** Je grösser die Fläche ist, über welche die Duftstoffe hinwegstreichen, um so deutlicher ist die Geruchswahrnehmung. Deshalb wird beim Einathmen besser gerochen als beim Ausathmen. Deshalb ist es auch nothwendig, dass die Thiere beim Riechen die Nasenlöcher möglichst erweitern und möglichst viel Luft einziehen. Besonders wichtig ist die Erweiterung des dorsalen Winkels der Nasenöffnungen, weil von hier aus die Luft direkt zum Geruchsorgan und zu einer möglichst grossen Fläche gelangt. Geht sie nur durch den ventralen und mittleren Nasengang, von denen nur der letztere zum Geruchsorgan führt, dann ist die Berührungsfläche kleiner. Die Wichtigkeit der Erweiterung der Nasenlöcher und der Berührung der Duftstoffe mit einer möglichst grossen Empfindungsfläche ergiebt sich daraus, dass bei einseitiger Facialislähmung das Geruchsvermögen auf dieser Seite gemindert ist und daraus, dass die Thiere, die ein gutes Geruchsvermögen haben, eine grosse Regio olfactoria mit zahlreichen und oft complicirten Faltungen besitzen.

4. **Von der Menge des einwirkenden Riechstoffs und von der Concentration des Duftgemisches.** Auch für den Geruchssinn gelten die psychophysischen Gesetze. Von der Schwelle der Empfindung ab tritt eine Steigerung der Empfindung mit Erhöhung der Reizstärke bis zum Reizmaximum ein; dann erfolgt eine qualitative Aenderung der Empfindung. Die **Natur des Riechstoffs** ist natürlich entscheidend in Bezug auf die nothwendige empfindungserregende Qualität und die nothwendige Concentration.

Die Menge der in der Nasenluft (Athmungsluft) enthaltenen und vertheilten Riechsubstanz kann in ausserordentlichem, geradezu erstaunlichem Grade verringert werden, ohne dass sie aufhört, Riechempfindungen zu erregen.

Valentin fand, dass z. B. Luft, welche so viel Brom enthält, dass sich in 1 ccm $^{1}/_{20000}$ mg Brom befindet, noch deutlichen Bromgeruch hervorruft. Da nun ungefähr 50 ccm Luft eingesogen werden müssen, ehe der Geruch entsteht, so genügt mithin die Einwirkung von $^{1}/_{400}$ mg Brom auf die Regio olfactoria zur Erregung der Sinneszellen derselben. — Bei Moschus kann die Verdünnung noch eine viel bedeutendere sein als bei Brom: $^{1}/_{2000000}$ mg eines Alkoholextractes, dem Geruchsorgan dargeboten, werden noch gerochen. Auch bei Chlorphenol und Mercaptan genügen verschwindende Mengen, um Geruchsempfindungen hervorzurufen. Bei Phosphorwasserstoff genügt eine Verdünnung von 1 : 55000 und bei Schwefelwasserstoff von 1 : 1 700 000 zur Erregung des Geruchsorganes; die Menge des zur Erregung nöthigen Riechstoffs beträgt bei diesen Verdünnungen 1/[illegible] mg Phosphorwasserstoff, $^{1}/_{950}$ mg Schwefelwasserstoff, $^{1}/_{20000}$ Rosenöl u. s. w. Die zur Erregung nothwendige Riechstoffmenge ist aber nicht immer dieselbe; bei concentrirteren Riechstoffen genügt eine geringere Menge, als bei starken Verdünnungen. Es verhält sich in dieser Richtung das Geruchsorgan ebenso wie das Geschmacksorgan.

Nach Jäger sind diese Angaben von Valentin und anderen Physiologen unrichtig. Er giebt auf Grund eigener Versuche an, dass die Riechstoffe noch in viel geringerer Menge empfindungserregend wirken, als dies die genannten Angaben besagen. Er stellte seine Versuche in folgender Weise an. Die Verdünnungen der Riechstoffe wurden nach der Art der homöopathischen Potenzen mit Zucker hergestellt; die Präparate wurden in verschlossenen Flaschen aufbewahrt und bei Personen mit guten Geruchsorganen geprüft. Er stellte bei der 24. Potenz, ja bei Menschen mit grosser Geruchsschärfe bis zur 500., selbst bis zur 2000. Potenz noch Geruchsempfindungen fest. Danach müsste eine unendlich feine Vertheilung der Riechstoffe stattfinden und eine ausserordentliche Feinheit der Geruchsreaction bestehen. Natürlich ist die zur Erregung des Geruchsorgans nothwendige Menge der Riechstoffe von der Natur der letzteren abhängig.

5. Von dem Erregbarkeitszustande der Nerven. Je nachdem die Erregbarkeit des Riechnerven und des Gesammtorganismus erhöht oder vermindert ist, ist das Geruchsvermögen gesteigert (Hyperosmie) oder abgeschwächt (Hyposmie). Bei gewissen Vergiftungen und Nervenkrankheiten besteht volle Anosmie.

6. Von der Concentration der Aufmerksamkeit. In dieser Richtung gilt das S. 863 über Sinnesempfindungen im Allgemeinen Gesagte.

7. Von der Strömung der Luft durch die Nase und von der Häufigkeit der Berührung der empfindenden Fläche mit dem Riechstoff. Der erste Moment der Berührung des Riechstoffs mit der Riechfläche scheint der günstigste zu sein. Rascher Wechsel der Luft, also schnelle Bewegung des Luftstroms ist unbedingt nothwendig. Daher die Erscheinungen, die wir als Schnüffeln, Schnobern, Spuren, Wittern bezeichnen. Beim Schnüffeln werden rasch und oft hintereinander kleine Quantitäten der riechstoffhaltigen Luft eingesaugt; ausserdem wird die Luft in der Nasenhöhle hin- und herbewegt. Weiterhin kommt in Betracht, dass die Luft in den Nebenhöhlen beim Schnüffeln verdünnt wird; dadurch, dass sich die Luftdichtigkeit nachher ausgleicht, streichen die duftenden Dämpfe über die ganze Region hinweg. Beim Wittern bläst der Wind die Luft rasch durch die Nase. — Ruhende Luft riecht nicht; der Geruch verschwindet beim Anhalten des Athmens selbst dann, wenn sich das Individuum in einem mit Riechstoffen geschwängerten Raum befindet. Durch den Geruchssinn werden offenbar nur Veränderungen, keine Zustände empfunden. Es handelt sich bei dem Aufhören des Riechens in Folge des Anhaltens des Athmens nicht etwa um eine Ermüdungserscheinung. Die riechbaren Atome wirken vielmehr nur dann erregend auf die Riechzellen, wenn sie sich in bewegter Luft befinden und wenn fortwährend neue riechende Atome (Molecüle) auf die Riechzellen einwirken.

Ueber die Ermüdung des Geruchsnerven wissen wir, dass derselbe ermüdet, wenn 3—5 Minuten lang dasselbe Mittel applicirt wird. Eine Minute genügt dann zur vollen Erholung.

8. Von dem Zustande der Riechschleimhaut und iher Umgebung. Katarrhe, Schleimansammlungen, qualitative Veränderungen

les Schleims in der Nasenhöhle und andere Umstände beeinträchtigen das Geruchsvermögen erheblich.

o. Von der Temperatur der Athmungsluft und der Nasenschleimhaut. Wärme erhöht, Kälte mindert die Geruchsempfindungen.

Abstumpfung des Geruchssinnes. Individuen, welche in Folge ihres Berufs oder anderer Umstände genöthigt sind, sich längere Zeit, z. B. täglich mehrere Stunden in Räumen mit solcher Luft aufzuhalten, welche mit bestimmten, namentlich mit intensiv einwirkenden Riechstoffen geschwängert ist, zeigen bald eine grosse Abstumpfung gegen die betr. Empfindungen. Beispiele hierfür liefern z. B. die Gerber und die Anatomen. Es beruht diese Erscheinung wohl auf Abstumpfung durch Gewöhnung. Wahrscheinlich kommt auch in Betracht, dass die betr. Individuen und ihre Nerven von den Riechstoffen imprägnirt sind. Die Thatsache, dass unter gewöhnlichen Verhältnissen die Menschen sich nicht selbst riechen, dürfte ebenfalls auf einer Abstumpfung durch Gewöhnung beruhen.

Wirkung zweier oder mehrerer Gerüche auf das Riechorgan. Wenn zwei (oder mehrere) verschiedene Gerüche auf das Geruchsorgan einwirken, so nimmt das Individuum dann, wenn der eine Geruch viel stärker ist, als der andere, nur den stärkeren wahr, weil der schwächere Eindruck von dem stärkeren übertäubt wird. Sind aber beide Gerüche in Bezug auf die Stärke ihrer Einwirkung auf das Riechorgan einander ziemlich gleich, dann kann das Individuum nach Belieben den einen oder den anderen Geruch zu seiner Wahrnehmung bringen. Eine Vermischung beider Gerüche zu einem neuen Mischgeruche tritt nicht ein. Lässt man in jede Nasenhöhle einen anderen Riechstoff eintreten, dann erfolgt nicht die Verschmelzung beider Einwirkungen zu einem Eindruck, sondern es tritt eine Art Wettstreit beider Empfindungen ein (Valentin).

Gewisse Gerüche scheinen im Gegensatz, andere in harmonischen Beziehungen zu einander zu stehen. Es scheinen also Consonanzen und Dissonanzen der Gerüche vorzukommen.

Wirkung der Gerüche auf die Centralorgane und auf den Gesammtorganismus. Viele Riechstoffe haben eine starke Wirkung auf die Centralorgane, sie veranlassen Kopfschmerzen, Ekelgefühl, Unbehagen (Unlustgefühl), Wohlgefühl (Lustgefühl), selbst Erbrechen (Niesswurz), Durchfall (Rhabarber) u. s. w. Offenbar findet vielfach in den luftführenden Theilen, namentlich in den Lungen, eine Absorption der in der Athmungsluft vorhandenen Riechstoffe in das Blut und damit ein Eindringen in den ganzen Organismus statt. Die im Blute kreisenden Stoffe veranlassen dann die betr. Empfindungen und Vorgänge. Die Möglichkeit einer Uebertragung einer Erregung des Riechcentrums auf andere Centren ist allerdings auch nicht ausgeschlossen. Bei der Einwirkung gewisser Riechstoffe (der an den Se- und Excreten der Geschlechtsorgane des entgegengesetzten Geschlechts haftenden Stoffe) auf das Geschlechtsleben, die bekanntlich eine sehr erhebliche ist, kann es sich ebenfalls nur um eine centrale Wirkung handeln.

Beziehungen des Geruchssinnes zu anderen Sinnen. Der Geruchssinn steht in Beziehungen zum Geschmacks-, Gefühls- und Sehsinne. Ueber das Verhältniss zwischen dem Geruchs- und dem Geschmackssinn s. S. 906. Wenn wir z. B. von süssen und sauren Gerüchen sprechen, dann handelt es sich gar nicht um Geruchs-, sondern um Geschmacksempfindungen. Dass der Geruchssinn Beziehungen zum Gefühlssinne hat, ist zweifellos. Die Nasenschleimhaut enthält Geruchs- und Gefühlsnerven (N. trigeminus) neben einander. Manche Stoffe erregen nur die Endapparate des Geruchsnerven, dies sind die reinen, echten Riechstoffe; andere erregen die Geruchs- und die Gefühlsnerven und veranlassen je nach der Menge, in welcher sie einwirken, ganz verschiedene Empfindungen; andere Stoffe wieder erregen nur die Gefühlsnerven und veranlassen Empfindungen, die usuell im gewöhnlichen Leben auch als Geruchsempfindungen bezeichnet werden, ohne aber solche zu sein. Wenn man von einem stechenden Geruch spricht, so ist dies eigentlich falsch; es handelt sich um eine Gefühls- und nicht um eine Geruchswahrnehmung. Die stechenden Dämpfe können geradezu schmerzerregend wirken; vielleicht erregen sie aber in sehr starker Verdünnung auch die Geruchsnerven und erzeugen dann auch Geruchsempfindungen. Dass der Riechsinn auch Beziehungen zum Sehsinne hat, geht daraus hervor, dass der Raucher im Dunklen die in dem Rauche des Tabaks enthaltenen Stoffe nicht riecht.

Nachgerüche. Ueber die Nachempfindungen des Geruchssinns ist Näheres nicht bekannt. Man weiss wohl, dass Leute, die in Leichenkammern waren, viele Stunden später von Neuem den Cadavergeruch wahrnehmen, trotzdem sie sich in anderer Umgebung befinden. Aehnlich verhält es sich auch mit anderen Gerüchen; nach dem Aufenthalte in Fischhandlungen, in Rosengärten u. s. w. treten ähnliche Erscheinungen, wie nach dem Aufenthalte in Leichenkammern auf. Diese nachträglichen Gerüche müssen aber nicht als Nachempfindungen oder als Erinnerungserscheinungen gedeutet werden, nein, sie können objektiver Natur sein. Sie können dadurch veranlasst werden, dass Riechstoffe im Bart, in den Haaren und Kleidern der Personen hängen geblieben sind und bei einer Luftbewegung mobil werden und in die Nase gelangen, oder dadurch, dass die Riechstoffe in den Nebenhöhlen der Nase und in Räume zwischen kleinen Muscheln eingetreten sind, woselbst die Luft zufällig einige Zeit stagnirt. Wenn nun durch irgend eine Ursache die stagnirende Luft in Bewegung versetzt und zu den Riechzellen hingeleitet wird, dann entsteht eine objective Geruchsempfindung, die nicht als Nachempfindung gedeutet werden kann. — Die nachträglich wiederkehrenden Geruchsempfindungen können endlich auch dadurch entstehen, dass die Riechstoffe absorbirt und nach einiger Zeit wieder durch die Athmungsschleimhaut ausgeschieden werden. Auch bei Ausscheidungen durch die Mundschleimhaut und durch die Haut kann der Nachgeruch in Folge der Einathmung der ausgeschiedenen Luft eintreten. — Bei einem Thiere, welchem ein Riechstoff in das Blut injicirt worden war, will man fest-

gestellt haben, dass dasselbe einige Zeit nachher Riechempfindungen in Folge der Ausscheidung des Riechstoffs erkennen liess.

Subjective Gerüche. Subjective Empfindungen, d. h. Geruchswahrnehmungen, die in das Bewusstsein treten und nach aussen projicirt werden, ohne dass eine entsprechende Erregung des Geruchsorganes statthatte, können auch beim Geruchssinne in Folge somatischer Ursachen (Reizungen des Riechcentrums u. s. w.) vorkommen. Sie sind aber sehr selten. Meist handelt es sich bei den sog. subjectiven Gerüchen um objective Empfindungen. Wenn Riechstoffe, die in das Blut eingetreten sind, durch die Lungengefässe (oder durch die Gefässe der Nasenschleimhaut und des übrigen Athmungsapparates) ausgeschieden werden und also in die in den Athmungsorganen enthaltene Luft eintreten — ein Vorgang, der häufig vorkommt — dann können Geruchsempfindungen hervorgerufen werden. Die ausgeathmete Luft kann an sich schon schwache Riechempfindungen veranlassen; sie wird aber zweifellos zum Theil wieder inspirirt und wirkt dann erregend auf das Geruchsorgan ein.

Nutzen des Geruchssinnes. Der Geruchssinn hat eine bedeutende biologische Wirkung und ist ein Fernsinn in ausserordentlichem Maasse. Die Luft und namentlich die stark bewegte Luft, der Wind, führt die Riechstoffe weite Strecken fort, sodass dieselben in sehr weiter Entfernung von dem Orte ihrer Entwickelung noch erregend auf das Geruchsorgan der empfänglichen Lebewesen wirken können. Das letztere ist möglich, weil die Riechstoffe, wie oben erwähnt, in ganz ausserordentlichen, mit dem Verstande kaum fassbaren Verdünnungen noch gerochen werden können.

Die Thiere können deshalb ihre Freunde und Feinde auf sehr weite Entfernung erkennen und ihre Gegenwart feststellen. Dadurch können sie sich vor dem Feinde schützen und den Freund aufsuchen oder herbeirufen. Der Geruchssinn lehrt, weil er gut haftende Erinnerungsbilder schafft, Freunde und Feinde unterscheiden. Das Thier erkennt andere Individuen an dem Geruch, den sie ausströmen, so der Hund seinen Herrn, das Wild den Jäger u. s. w. Der Geruchssinn bewahrt die Thiere vor gesundheitsschädlichem Umgange und befähigt sie, zu erkennen, was ihnen zuträglich und was ihnen schädlich ist.

Der Geruchssinn ist auch ein Wächter der Respiration. Die Thiere erkennen durch ihn das Vorhandensein schädlicher Gase und sind dadurch in den Stand gesetzt, das Einathmen derselben, wenn es im Uebrigen möglich ist, zu vermeiden.

Der Geruchssinn ist aber (neben dem Geschmackssinn) auch ein Wächter für den Verdauungsapparat; mit Hülfe desselben prüfen die Thiere die Nahrung und das Getränk. Auf Grund der Erfahrung und des erprobten Instinkts wissen die Thiere, dass Flüssigkeiten und feste Stoffe, die mit gewissen Gerüchen ausgestattet sind, schädlich auf die Gesundheit wirken. Sie vermeiden in Folge dessen deren Aufnahme; der Geruchssinn bewahrt also die Thiere vor der Aufnahme schädlicher Nahrung und schädlichen Getränks. — Weiterhin schützt er sie in der

Regel auch vor der Aufnahme einer zu grossen und schädlichen Nahrungsquantität. Nahrungsmittel, welche von den Thieren in reichlicher Menge aufgenommen worden sind, haben für das gesättigte Individuum meist einen widerwärtigen Geruch. Was widerwärtig riecht, ist meist auch schädlich.

Der Geruchssinn ist auch von grosser Wichtigkeit für die Fortpflanzung. Mit Hülfe dieses Sinnes erkennt das männliche Thier nicht allein, ob das weibliche Thier brünstig ist, sondern es wird auch befähigt, das weibliche aufzusuchen und dem Geschlechtstriebe zu genügen.

Da der Geruchssinn eine so grosse Bedeutung hat, so ist der Verlust desselben, namentlich bei wild lebenden Thieren, von grossen Gefahren für die betr. Individuen begleitet.

Register.

Die römischen Ziffern bedeuten den Band, die deutschen die Seitenzahlen

Druck von Gebr. Unger in Berlin, Schönebergerstrasse 17a.



No. 1.

No. 2.

No. 3.

No. 7

No. 8.

No. 9

No. 13.

No. 14.

No. 15.

No. 19.

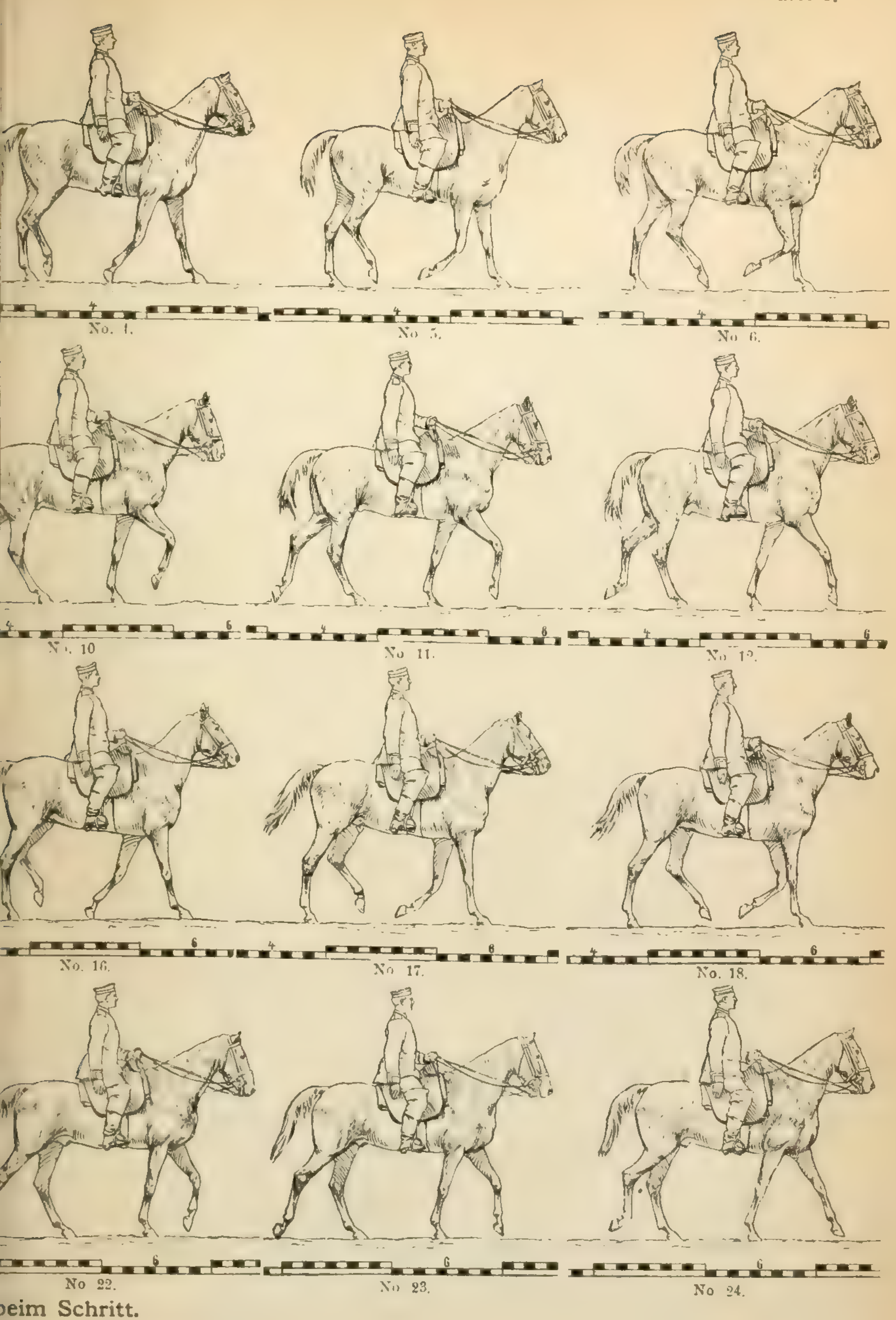
No. 20

No. 21.

Bewegung des P

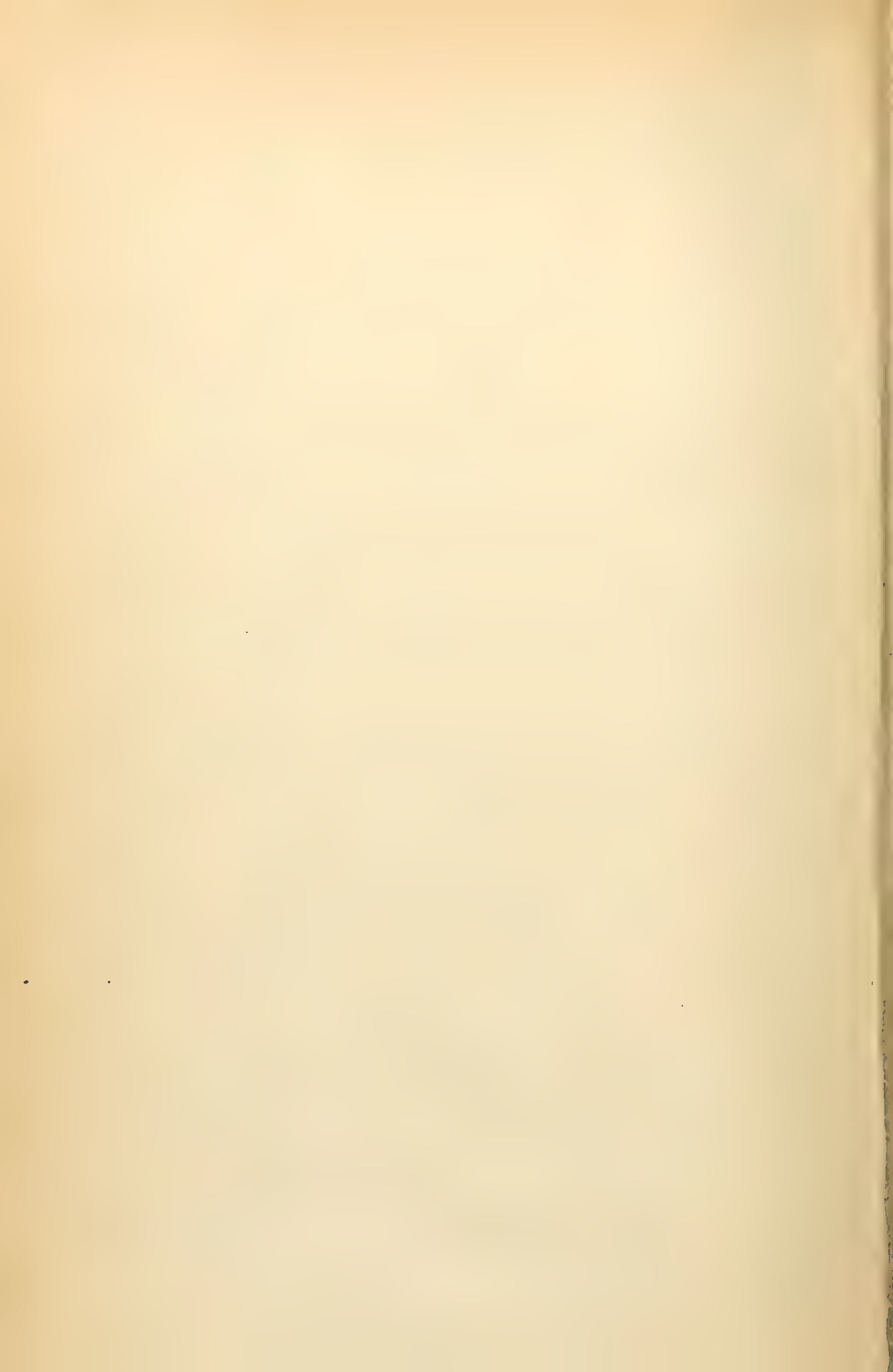
Verlag von Paul Parey in Berlin SW., 10 Hedemannstr.

Nach den Momentaufnahmen

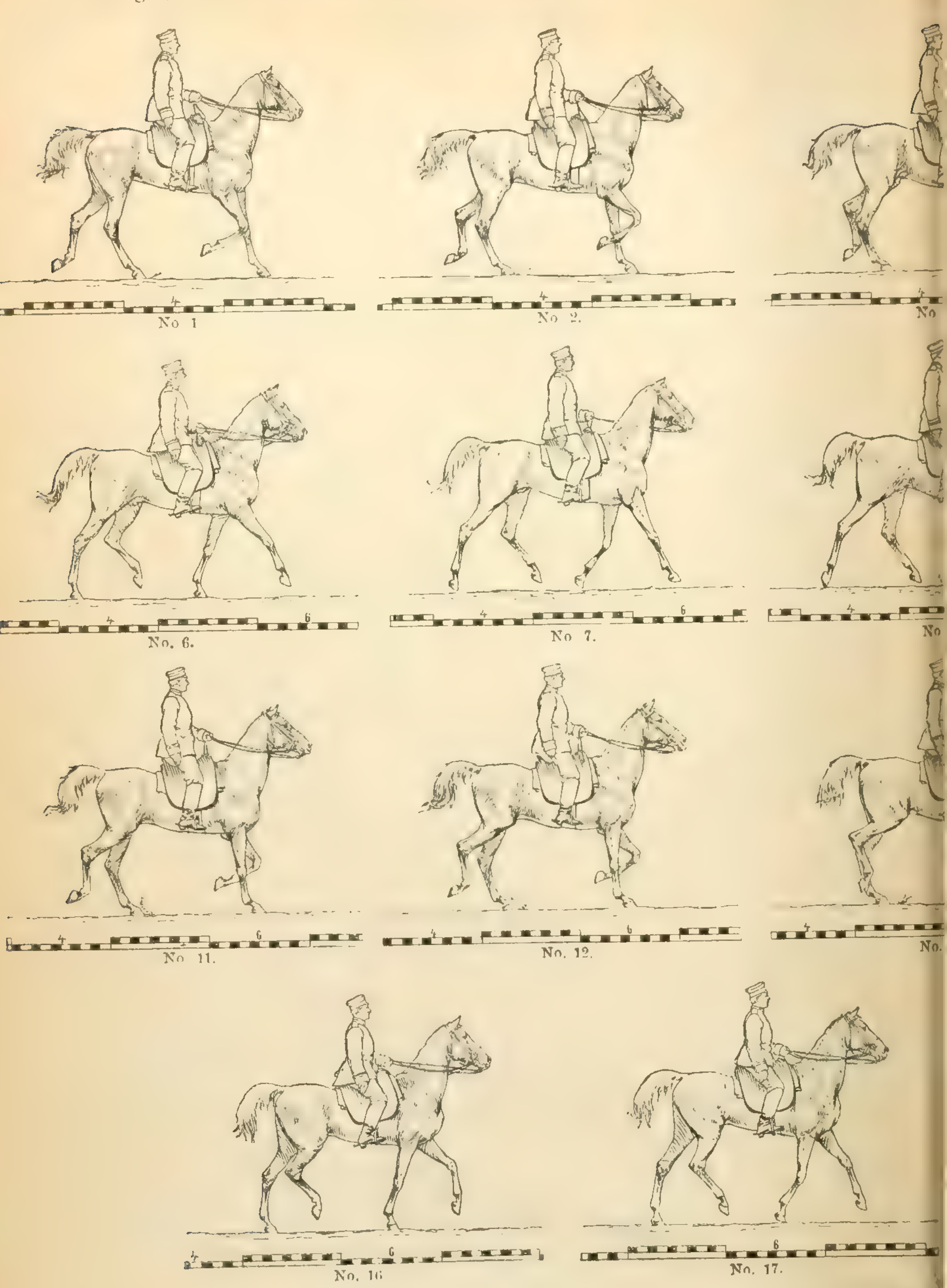


beim Schritt.

mar Anschütz in Lissa.







Bewegung des

Verlag von Paul Parey in Berlin SW., 10 Hedemannstr.

Nach den Momentaufnahmen

Tafel II.

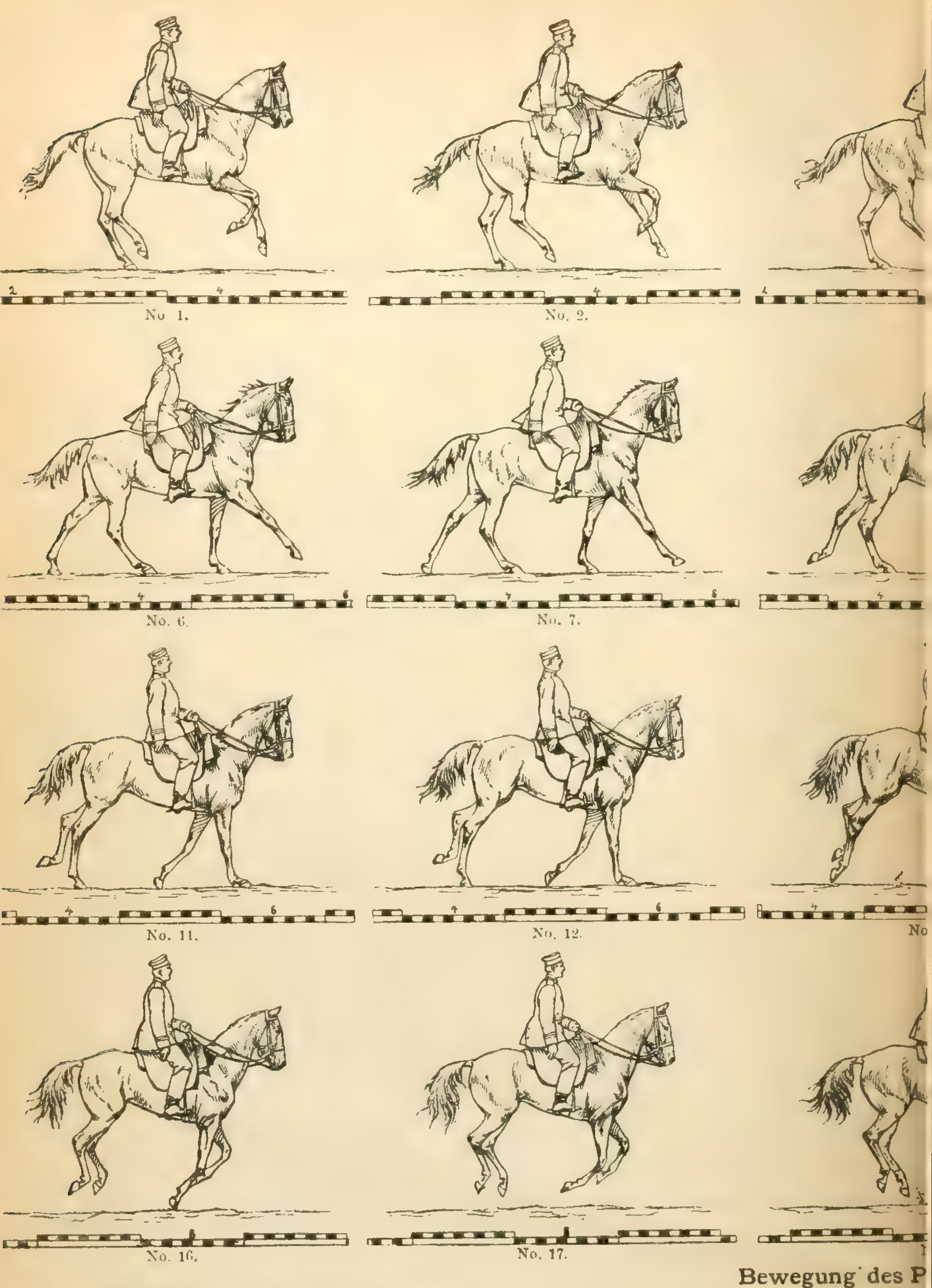


es beim Trab.

omar Anschütz in Lissa.







Bewegung des P

Nach den Momentaufnahmen

Verlag von Paul Parey in Berlin SW, 10 Hedemannstr.



des beim Galopp.

Ottomar Anschütz in Lissa.





No. 1.

No. 2.

N

No. 6.

No. 7.

No. 11

No 12.

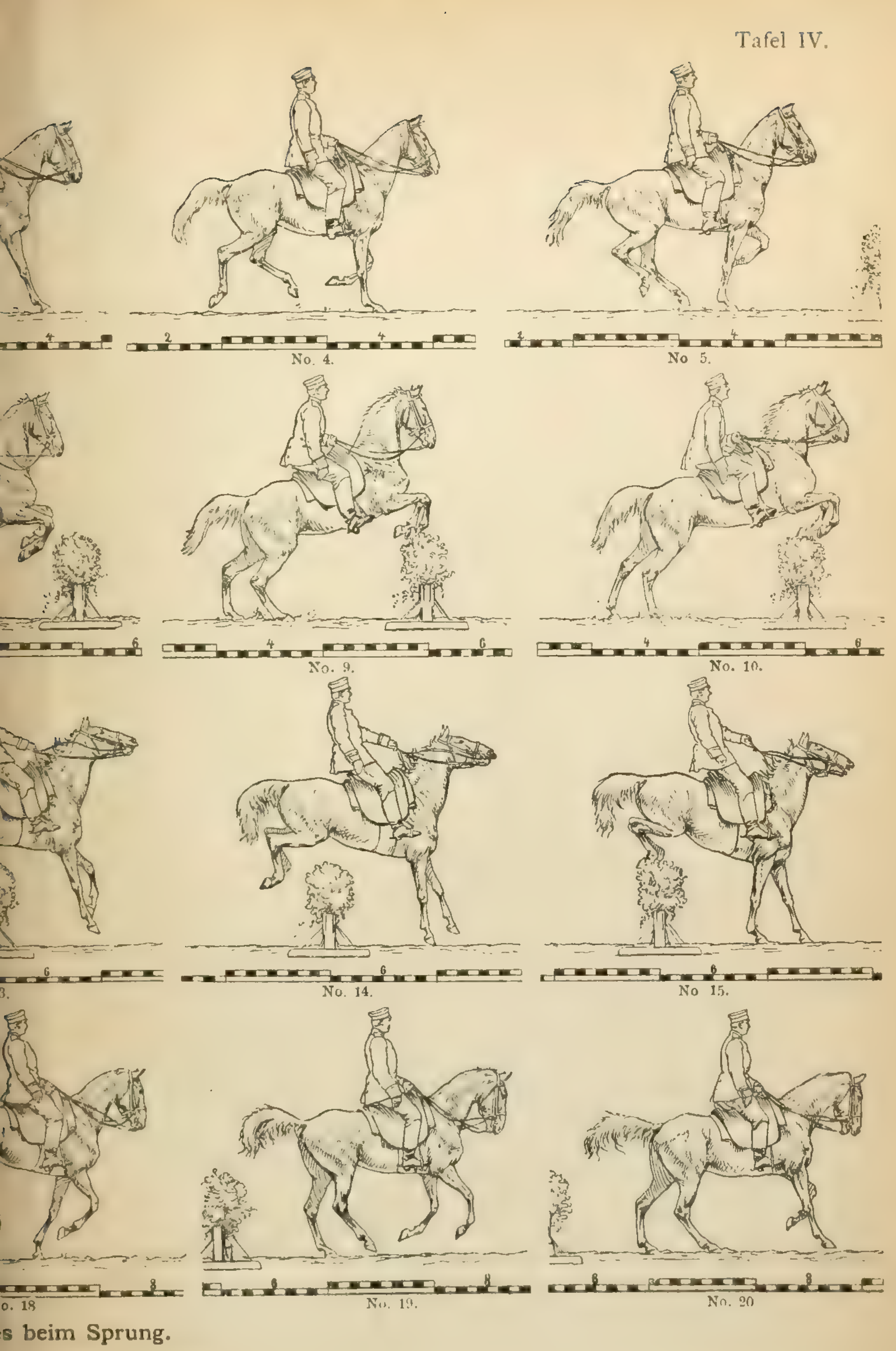
No. 16.

No 17.

Verlag von Paul Parey in Berlin SW, 10 Hedemannstr.

Bewegung des Pf

Nach den Momentaufnahmen v



No. 4. No 5. No. 9. No. 10. No. 14. No 15. No. 18 No. 19. No. 20

…s beim Sprung.

…Ottomar Anschütz in Lissa.







